

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Katedra fyzické geografie a geoekologie

Studijní program: Geografie (bakalářské studium)

Studijní obor: Geografie - kartografie



Kateřina Zamazalová

**FYZICKOGEOGRAFICKÉ ASPEKTY SUKCESE
VEGETACE A VÝVOJE PŮD SE ZAMĚŘENÍM NA
TĚŽEBNÍ TVARY**

**PHYSICAL-GEOGRAPHICAL ASPECTS OF
VEGETATION SUCCESSION AND SOIL DEVELOPMENT
WITH FOCUS ON ABANDONED MINING SITES**

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. Tomáš Chuman, Ph.D.

Praha 2012

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 28. 5. 2012

.....

podpis

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli RNDr. Tomášovi Chumanovi, PhD. za vedení mé práce a jeho cenné rady, které přispěly k jejímu zdárnému dokončení.

Zadání bakalářské práce

Název práce

Fyzickogeografické aspekty sukcese vegetace a vývoje půd se zaměřením na těžební tvary
Physical-geographical aspects of vegetation succession and soil development with focus on abandoned mining sites.

Cíle práce

Stručná definice hlavního a případných dílčích cílů práce v rozsahu maximálně 3 řádky textu

- rešerše literatury fyzickogeografických aspektů sukcese vegetace a pedogeneze se zaměřením na těžební tvary
- na modelových lokalitách bude hodnocen vývoj půd a sukcese vegetace

Použité pracovní metody, zájmové území, datové zdroje

Výčet základních metodických přístupů, použitých pro úspěšné naplnění cílů, vymezení zájmového území, případně stanovení hlavních datových zdrojů, v rozsahu maximálně 10 řádek textu.

Základem práce bude rešerše literatury zvolené problematiky.

- klima, reliéf, substrát, krajinná kompozice a konfigurace ovlivňující zdroj diaspor atd.....
- v modelovém území – bude zhodnocen vliv substrátu na sukcesi vegetace a pedogenezi
- na kontrolních plochách budou odebrány vzorky půd a stanoveny vybrané půdní vlastnosti (pH, zrnitost) a určeny základní půdní znaky (mocnost horizontů, barva).

Datum zadání:

Jméno studenta: Kateřina Zamazalová

Podpis studenta:.....

Jméno vedoucího práce: RNDr. Tomáš Chuman, Ph.D.

Podpis vedoucího práce:

Fyzickogeografické aspekty sukcese vegetace a vývoje půd se zaměřením na těžební tvary

ABSTRAKT

Práce se zaměřuje na rešerši pedogeneze a sukcese vegetace v průběhu primární sukcese, přičemž je zvláštní pozornost věnována post-těžbním tvarům. Důraz je kladen na roli horninového podloží. Zjištěné poznatky byly ověřovány na modelových lokalitách, kde byla hodnocena závislost pH a množství organického uhlíku v půdě na substrátu a typu vegetace. Statisticky významné rozdíly ve vývoji půdy a vegetace na odlišném substrátu se nepodařilo prokázat, nicméně bylo pozorováno značné ovlivnění plochy primární sukcese karbonátovým substrátem nalézajícím se v blízkém okolí. Tento substrát umožnil v bulžnickovém lomu vznik živinově bohaté vegetace blízké té popsané ve vápencových lomech. Jako více určující v sukcesi vegetace, především v zastoupení jednotlivých růstových forem, byly navrženy spíše vlhkost půdy a hloubka hladiny podzemní vody. Průběh primární sukcese byl v mnoha ohledech ovlivněn okolím studované plochy.

Klíčová slova: primární sukcese, pedogeneze, sukcese vegetace, půdotvorný substrát

Physical-geographical aspects of vegetation succession and soil development with focus on abandoned mining sites

ABSTRACT

The thesis focuses on the background research of pedogenesis and vegetation succession within a primary succession. An attention is paid to abandoned mining sites. The role of a rock sub-soil is emphasized. The found facts was examined on samples, where the dependency of pH and amount of organic carbon in soil on substrate and type of vegetation was examined. Statistically significant differences in soil and vegetation development on different substrates were not found, however there was observed the influence of carbonate substrate from neighborhood. This substrate allowed in a sililic quarry a formation of nutrient rich vegetation similar to that described in limestone quarries. Humidity of the soil and groundwater table depth were suggested as more determining in vegetation succesion, especially in life forms domination. Primary successsion was influenced by neighborhood of the area in many aspects.

Key words: primary succession, pedogenesis, vegetation succession, parent material

OBSAH

1.	ÚVOD.....	9
2.	INTERAKCE SUKCESE VEGETACE A PEDOGENEZE V PRŮBĚHU PRIMÁRNÍ SUKCESE.....	10
2.1.	Půdotvorní činitelé.....	10
2.1.1.	Matečná hornina a půdotvorný substrát	10
2.1.2.	Klima.....	12
2.1.3.	Reliéf	16
2.1.4.	Organismy	18
2.1.5.	Čas	23
2.1.6.	Antropogenní vlivy	24
2.2.	Půdní znaky a vlastnosti a jejich změna v průběhu primární sukcese	25
2.2.1.	Textura	25
2.2.2.	Struktura a pórovitost.....	26
2.2.3.	Vlhkost a hloubka hladiny podzemní vody	28
2.2.4.	Sorpční komplex: pH a kationty	29
2.2.5.	Obsah dusíku a uhlíku	32
2.3.	Specifika post-těžebních tvarů.....	35
2.3.1.	Kamenolomy	35
2.3.2.	Výsypky a odvaly	37
2.4.	Shrnutí.....	40
3.	SUKCESE VEGETACE A FAKTORY JI PODMIŇUJÍCÍ	41
3.1.	Šíření rostlin na plochy primární sukcese	41
3.1.1.	Způsoby šíření rostlin	41
3.1.2.	Vliv kompozice krajiny.....	44
3.2.	Sukcesní vývoj	46
3.2.1.	Uchycení a růst rostlin.....	46
3.2.2.	Změna druhového složení	47
3.2.3.	Vliv klimatu na průběh sukcesního vývoje	49
3.3.	Shrnutí.....	51
4.	VYMEZENÍ A CHARAKTERISTIKA STUDOVANÉHO ÚZEMÍ.....	53
4.1.	Charakteristika studovaného území.....	53
4.1.1.	Lom Kuchyňka u Brázdimi	55
4.1.2.	Lom Popovice u Brandýsa nad Labem	56
5.	METODIKA.....	58

6. VÝSLEDKY	60
7. DISKUZE	69
8. ZÁVĚR	71
Použitá literatura.....	72
Přílohy.....	78

Seznam tabulek

Tab. 1 Srovnání pH obou lokalit	60
Tab. 2 pH podle lokality a typu stanoviště	61
Tab. 3 pH podle typu vegetace	63
Tab. 4 Srovnání obsahu organického uhlíku v půdě obou lokalit	64
Tab. 5 Srovnání obsahu organického uhlíku v půdě pod různým vegetačním krytem	65

Seznam obrázků

Obr. 1 Přímé sluneční záření v závislosti na sklonu a expozici svahu	17
Obr. 2 Průběh mineralizace uhlíku a dusíku při rozkladu organické hmoty	33
Obr. 3 Hřebenový reliéf výsypek.....	38
Obr. 4 Sukcese na hřebenovém reliéfu.....	38
Obr. 5 Výsypka po těžbě uranu na Příbramsku.....	39
Obr. 6 Schéma sukcesního vývoje v závislosti na klimatu.....	50
Obr. 7 Lokalizace studovaného území	54
Obr. 8 Rozložení jednotlivých stanovišť lomu Kuchyňka	56
Obr. 9 Zatopená část lomu Popovice s bulžníkovou stěnou v pozadí.....	57
Obr. 10 Srovnání pH obou lokalit.....	60
Obr. 11 Srovnání pH na jednotlivých stanovištích v lokalitě Brázdím.....	62
Obr. 12 Srovnání pH na jednotlivých stanovištích v lokalitě Popovice	62
Obr. 13 Srovnání pH v závislosti na různém typu vegetačního krytu	63
Obr. 14 Srovnání množství organického uhlíku v půdě obou lokalit	64
Obr. 15 Srovnání množství organického uhlíku v půdě podle typu vegetace.....	65
Obr. 16 Vegetace mělkých a chudých půd sousedící s živinově bohatými křovinami	67
Obr. 17 Zarůstající subxerothermní trávník u stěny jižního lomu.....	68

Seznam příloh

Příloha 1 Lom Kuchyňka u Brázdimi na leteckém snímku z r. 1953	78
Příloha 2 Lom Kuchyňka na leteckém snímku z r. 2010	78
Příloha 3 Lom Popovice u Brandýsa nad Labem na leteckém snímku z r. 1953	79
Příloha 4 Lom Popovice u Brandýsa nad Labem na leteckém snímku z r. 2010	79
Příloha 5 Zachovaný půdní profil na horním okraji lomu.....	80
Příloha 6 Horní etáž s vegetací mělkých půd	80
Příloha 7 Otevřené prostranství horní etáže.....	80
Příloha 8 Dno lomu Kuchyňka	80
Příloha 9 Geologie studovaného území	81
Příloha 10 Naměřené hodnoty.....	82
Příloha 11 Dominantní druhy	83

1. ÚVOD

V této práci se budu zabývat vývojem půdy a vegetace během primární sukcese. Primární sukcese začíná na místě, kde byla odstraněna půda nebo byl vytvořen zcela nový substrát (Walker a del Moral 2003). Proto zde sukcese vegetace vždy indukuje vývoj půdy a sama je jím pak zpětně ovlivněna. Tato zpětná vazba je vnitřní hnací silou sukcese (Moravec 1969). Proto se v této práci nechci omezit na pouhý popis průběhu pedogeneze, ale zaměřit se především na to, jak ovlivňuje sukcesi vegetace. Zároveň chci v této práci zdůraznit roli geologického podloží ve vývoji půdy a jejích fyzikálních a chemických vlastností a v důsledku i v sukcesi vegetace, protože právě v raných stádiích primární sukcese se její vliv nejvíce uplatňuje (Moravec 1969, Smolíková 1982, Walker a del Moral 2003). Dále se budu zabývat průběhem sukcese vegetace na primárních plochách. Protože zde byla odstraněna půda, ve které přežívají diaspory druhů ve formě semenných bank, odkud pak osidlují místo při sukcesi sekundární, musí se při primární sukcesi druhy na místo dostat odjinud (Walker a del Moral 2003). Proto se v této práci budu věnovat šíření rostlin a vlivu kompozice okolní krajiny na toto šíření i významu druhového složení okolní vegetace, která zastává roli zdroje druhů, které se na primární plochy mohou rozšířit. Dále budu popisovat změnu druhového složení v průběhu sukcese a v důsledku toho se střídající společenstva jednotlivých stadií. Primární sukcesi je u nás možno sledovat nejlépe na útvech vzniklých těžbou nerostných surovin, proto se na ně ve své práci zaměřím.

Ve vymezeném území se pokusím zhodnotit vývoj půdy (a v důsledku toho i vegetace) na dvou odlišných půdotvorných substrátech. Za tím účelem zde budou vymezeny kontrolní plochy, na kterých budou odebrány vzorky svrchního horizontu půdního profilu a sepsány druhy rostlin se zde vyskytující. Následně bude pro odebrané vzorky stanoveno pH a obsah organického uhlíku pro porovnání množství humusu. Pro modelové lokality s odlišným matečným substrátem se pokusím prokázat statisticky významnou odlišnost zjištěných vlastností v závislosti na matečném substrátu. Dále se budu věnovat odlišnosti sukcese vegetace lokalit s rozdílným matečným substrátem. Kromě kvalitativního porovnání výskytu rostlinných druhů v lokalitách budu statisticky ověřovat souvislost různých typů vegetace s půdním pH a s obsahem organického uhlíku v půdě.

2. INTERAKCE SUKCESE VEGETACE A PEDOGENEZE V PRŮBĚHU PRIMÁRNÍ SUKCESE

V této kapitole se pokusím popsat vztah vývoje půdy a vegetace v co nejširších souvislostech, se zachycením a vysvětlením co možná nejvíce vzájemných vlivů a zpětných vazeb ve vývoji těchto dvou složek. První část této kapitoly pojednává postupně o základních pedogenetických faktorech a snaží se popsat jejich přímé působení při tvorbě půdy a vliv na její výsledné fyzikální a chemické vlastnosti, vliv těchto vlastností na vývoj vegetace, působení samotných půdotvorných činitelů na sukcesi vegetace a zpětné působení vegetace na půdní znaky a vlastnosti, jakož i vzájemné ovlivňování se pedogenetických činitelů navzájem. Ve druhé části jsou rozebírány jednotlivé půdní znaky a vlastnosti, jejich vliv na vyvíjející se rostlinné společenstvo a jejich vývoj v průběhu sukcese.

2.1. Půdotvorní činitelé

Vývoj půdy probíhá za spolupůsobení pěti hlavních půdotvorných činitelů: matečné horniny, klimatu, reliéfu, organismů a času (Jenny 1941), který však nepůsobí sám o sobě, jen představuje dobu působení ostatních půdotvorných faktorů (Smolíková 1982). V historické době se k těmto faktorům přidává vliv člověka, který se neustále stupňuje (Moravec 1994). Každý z těchto faktorů zasahuje do půdotvorného procesu přímo, ale i nepřímo ovlivněním jiného půdotvorného faktoru. Půda je pak výslednicí působení všech těchto vlivů a vzájemných vazeb.

2.1.1. Matečná hornina a půdotvorný substrát

Nejdůležitějším půdotvorným činitelem je půdotvorný substrát - materiál, z něhož půda vzniká - který je zpravidla zvětralinou matečné horniny (Němeček et al. 1990). Jeho složení ovlivňuje rychlost zvětrávání a tím rychlost tvorby půdy (Tomášek 2003). Obecně platí, že kompaktní substráty zvětrávají hůře, zatímco sypké zvětrávání podléhají snadno (Smolíková 1982). Nejsnáze tedy zvětrávají sypké sedimenty: vápnitá spraš, sprašové hlíny, hlinité holocénní náplavy, dále písčité a štěrkové sedimenty a pak pevné sedimenty: jílové břidlice, pískovce a slepence. Poměrně snadno zvětrávají

i metamorfity: ruly, fylity, svory, ale i některé vyvřeliny jako například gabro a čedič. Nejhuře zvětrávají kyselé vyvřeliny: žula, porfyr (Smolík 1957). Tyto jsou zároveň méně příznivé tvorbě sekundárních jílových minerálů (Duchaufour 1997), ale záleží na obsahu živců (zvláště u žuly), z nichž se jílové minerály zvětráváním tvoří: v případě vyššího obsahu živců se na nich může vyvinout i půda poměrně příznivých vlastností (Stejskal 1946). Na rychlost zvětrávání má dále vliv struktura horniny. Lze rozlišit horniny s hrubou strukturou (gastro, žula), které zvětrávají snadněji než celistvé s jemnou strukturou (čedič, porfyr). U sedimentů je určující také textura: lépe zvětrávají jemně vrstvené než hrubě lavicové (Smolíková 1982). Důležité jsou i úložné poměry: vodorovné vrstvy zvětrávají pomaleji než svislé (Ložek 2002a).

S rychlostí zvětrávání horniny a její strukturou následně souvisí hloubka půdy a její zrnitost. Hluboké půdy vznikají na snadno zvětrávajících horninách: spraše, sprašové hlíny, písčité a štěrkové sedimenty, střední hloubka půdy se vyvíjí na čedičích, gabrech a andezitech, nejmělkčí půda je na dolomitech, vápencích a porfyrech (Stejskal 1971). Vztah mezi charakterem matečné horniny a zrnitostí půdy popsal R. Šály (1978), který uvádí, že písčité až hlinitopísčité půdy najdeme na křemencích, křemitých vátech písčích, terasových štěrkopísčích, písčitolhinité na žulách, granodioritech, hlinité vznikají na čedičích, spraších, vápencích a půdy jílovitohlinité a jílové na břidlicích, slínech a sprašových hlínách. Podobný vztah platí i u skeletovitosti: prakticky bez skeletu jsou půdy na spraších, vátech písčích, jílových sedimentech, naopak půdy s více než 50 % skeletu najdeme na vápencích, křemencích a štěrcích (Šály 1978). Zrnitost půdy určuje půdní druh, ale především ovlivňuje retenci vody v půdě a skrz ni i půdní typ. Písčité půdy jsou snadno vyluhovány a pak dochází k podzolizaci, jílové naopak zadržují vodu (Smolíková 1982) a vytváří tak redukční prostředí. Retenci vody v půdě může ovlivnit i propustnost geologického podloží, které se může lišit od půdotvorného substrátu. V našich podmínkách vznikají půdy často z terciérních či kvartérních sedimentů (spraše, váte písky, terasové štěrkopísky atd.) překrývající starší horniny odlišného původu a vlastností (Němeček et al. 1990).

Zásadní roli pro vývoj půdy a její konečné vlastnosti má chemismus půdotvorného substrátu. Ovlivňuje obsah rostlinných živin (K, P), které určují minerální sílu půdy, lehce rozpustných solí (sírany, chloridy), které mohou způsobit zasolení (Tomášek 2003) a charakter sorpčního komplexu. Obsah bazických iontů Ca, Mg, K a Na určuje nasycenost sorpčního komplexu (viz kap. 2.2.4.). Jeho nasyceností brání vyluhování živin (Smolíková 1982), které jsou vázány v humusu, a zároveň zabraňuje

vyplavování toxického železa, manganu a hliníku z půdních komplexů (Sádlo a Tichý 2002). Na bazických substrátech (spraše, čediče, vápence) tedy vznikají půdy minerálně silné, protože hornina obsahuje prvky důležité pro výživu rostlin a díky zásadité reakci nejsou živiny vyluhovány (Smolík 1957). Zároveň je na bazickém substrátu usnadněn rozklad organické hmoty (Sádlo a Tichý 2002) a tím tvorba humusu. Na kyselých horninách (křemence, bulžníky) vznikají většinou málo vyvinuté půdy, jako jsou litozemě či rankery (Tomášek 2003), protože pomaleji zvětrávají a vývoj půdy je zde pomalejší (Smolíková 1982). Kyselé prostředí je navíc nepříznivé pro činnost mikroorganismů, která je pro vývoj půdy nezbytná (viz kap. 2.1.4) (Walker a del Moral 2003). Na kyselých horninách může rovněž docházet vlivem kyselého prostředí a vyšších srážek k podzolizaci (Tomášek 2003), kdy dochází k uvolňování oxidů hliníku a železa a k jejich transportu do spodních horizontů (Smolíková 1982).

Vliv půdotvorného substrátu a matečné horniny na pedogenezi je tím výraznější, čím méně vyhraněné je podnebí (Smolíková 1982). Ve vlhkých tropech, kde je silné chemické zvětrávání, nemůžeme půdotvorný substrát snadno rozlišit (Smolík 1957). Jeho vliv je tím větší, čím extrémnější jsou jeho fyzikální (zrnitost) a chemické vlastnosti (Smolíková 1982, Moravec 1969). Substráty s výraznou zrnitostí (písky, jíly) nebo extrémním chemismem (dolomity, hadce) ovlivňují vývoj mnohem intenzivněji a déle (Moravec 1969). Čím je půda méně vyvinutá, tím více se uplatňují fyzikální a chemické vlastnosti půdotvorného substrátu. Platí to především u slabě vyvinutých půd bez horizontu B (Smolíková 1982). Proto vliv fyzikálních a chemických vlastností horniny převažuje v prvotních stádiích sukcese (Moravec 1969), během půdního vývoje však s diferenciací půdního profilu jeho vliv na fyzikální a chemické vlastnosti půdy i na rostlinná společenstva klesá tak, že ve stejném klimatickém regionu půdy směřují k podobným vlastnostem svrchního horizontu, přestože náležejí k rozdílným půdním typům, a postupně tak v pokročilejších stádiích sukcese převládne vliv makroklimatu (Moravec 1969).

2.1.2. Klima

Klima určuje rychlost i směr vývoje půdy (Walker a del Moral 2003). Na vývoj půdy působí přímo především teplotou a srážkovým režimem (Smolíková 1982, Walker a del Moral 2003), čímž formuje tepelný a vodní režim půd (viz kap. 2.2.3.), a tím ovlivňuje všechny procesy, které v půdě probíhají (Smolíková 1982). Vlivem odlišných

vnějších klimatických podmínek může na stejném substrátu probíhat vývoj půd dokonce i zcela odlišně. Např. na čedičích se může v suchém a teplém podnebí objevit i pararendzina, zatímco na vlhčím místě může dojít k vyluhování CaCO_3 a vzniku chudší kambizemě (Ložek 2002a).

Klima působí na pedogenezi přímo, ale i nepřímo např. prostřednictvím vlivu na vegetaci (Smolíková 1982, Jenny 1941). Kromě toho jsou jím půda i rostlinstvo ovlivňovány i nezávisle na sobě, což dohromady vede ke zvyšování rovnováhy v systému rostlinstvo – půda až ke konečnému stadiu (klimaxu), kdy jsou již klimatické vlivy vyrovnávány aktivitou ekosystému (Moravec 1969). Tyto půdy, jejichž vývoj dospěl k rovnovážnému stavu s vnějším prostředím, se již dál nevyvíjejí (Jenny 1941). Vyznačují se tím, že u nich ustupují litogenní znaky. Půdní profil je silně diferencovaný, horizont A mocný, bohatý humusem, a bývá vyvinut horizont B (Jenny 1941). Označujeme je jako půdy klimagenní. Příkladem jsou podzoly v chladném a vlhkém podnebí, luvizemě v mírném podnebí aj. Z různých matečných hornin se tak mohou za dostatečně dlouhého působení stejných klimatických podmínek vytvořit typologicky podobné půdy (Smolíková 1982). Půdy klimagenní se také mohou vyvinout během primární sukcese po příslušné době, ale půdy raných stadií jsou zpravidla nevyvinuté (Walker a del Moral 2003) – rankery a litozemě (Tomášek 2003).

Teplota určuje rychlost různých půdotvorných pochodů: zvětrávání matečné horniny, rozkladu organických i anorganických látek, tvorby humusu aj., která se většinou s přibývajícím teplotou zvyšuje (Jenny 1941, Smolíková 1982). Proto se v tropických oblastech tvoří hlubší půdy s vyšším podílem jílovitých částic (Jenny 1941) a obsah organických látek je vyšší v chladných oblastech, přestože přírůstek organické hmoty není vlivem chladu velký, ale její rozklad je brzděn nízkou teplotou. Oproti tomu v tropech probíhá intenzivní rozklad organických látek – mineralizace – proto zde v půdách není humus (Smolík 1957) a obsah organického uhlíku je nízký (Walker a del Moral 2003). Rozklad organických látek a jejich přeměna na jednoduché anorganické sloučeniny a prvky je dále urychlován změnami teploty a periodickým provlhčováním a vysoušením (Walker a del Moral 2003). Periodické teplotní změny také způsobují rozpínání a smršťování horniny a tím její rozpukání, voda zamrzající v puklinách a kořeny rostlin přispívají k dalšímu rozrušování horniny a jejímu rozpadu (Smolíková 1982). Tento proces nazýváme fyzikální zvětrávání a je jediným zvětrávacím procesem v suchých nebo velmi chladných oblastech (Duchaufour 1997).

Ve vlhčích oblastech je pak základním předpokladem pro chemické zvětrávání, protože nerozrušené horniny by zvětrávaly obtížně (Smolíková 1982).

Srážkový režim a míra evapotranspirace určují množství vláhy v půdě, která má velký význam při přeměně matečné horniny (Smolíková 1982), neboť zvětrávací procesy více rozrušují matečnou horninu v oblasti vlhké než suché (Smolík 1957). Jestliže srážky převažují nad výparem, transportuje voda z povrchových horizontů rozpustné soli, oxidy, hydroxidy, karbonáty, jíly a humus do spodních částí půdního profilu (Jenny 1941). Pokud převažuje výpar, půdní voda se vypařuje a zároveň dochází ke vztlínání vody ze spodních vrstev, což vede k transportu solí k povrchu (Smolíková 1982) a je zde možnost tvorby krust (Walker a del Moral 2003). V mírně vlhkých až mírně suchých oblastech je oběh vody omezen jen na půdní profil nebo jeho část, což umožňuje akumulaci organických a minerálních látek ve svrchních horizontech (Smolíková 1982).

Vyluhování živin vlivem vysokých srážkových úhrnů může zpomalit vývoj půd během primární sukcese především v tropických oblastech, na druhou stranu v chladnějších vlhkých oblastech se půdy vyvíjejí velmi rychle (podzoly) (Walker a del Moral 2003). Střední srážkové úhrny a mírné klima umožňují vysokou produktivitu rostlin a dekompozici, a tedy rychlou akumulaci organického materiálu (Walker a del Moral 2003).

V chladných a mírných, dostatečně vlhkých oblastech probíhá biochemické zvětrávání, při němž převažuje rozklad a přeměna organického materiálu. Půdy jsou mladší a mělké, s vysokým obsahem primárních minerálů – těch původně obsažených v matečné hornině (Duchaufour 1997). Srážky způsobují uvolnění bází a následně jejich migraci do spodních částí horizontu (Jenny 1941). Po vyluhování bází v kyselém prostředí dochází k uvolňování oxidů hliníku a železa a k jejich transportu do spodních částí horizontu. Hloubka rezivého horizontu se zvětšuje s přibývajícím srážkami (Smolík 1957). Tento proces se nazývá podzolizace a vede ke vzniku podzolů (Tomášek 2003). Nedochozí zde k tvorbě sekundárních jílových minerálů (Duchaufour 1997), proto je v chladnějších oblastech nižší obsah jílu v půdách (Smolík 1957).

V mírném podnebí je hlavním procesem vnitropůdní zvětrávání (Tomášek 2003). Síranový a dusičnanový aniont, produkty mineralizace organické hmoty, se dostávají do horizontu B a odštěpením draslíku dávají vzniknout jílu illitu a vermiculitu, které následně váží hliník, což způsobuje mírnou kyselost prostředí (Duchaufour 1997). Při tomto procesu se uvolňuje železo, které zbarvuje půdu do hněda (Smolíková 1982).

V teplém a vlhkém klimatu je zvětrávání velmi intenzivní, v důsledku čehož se zde tvoří hlubší půdy s vyšším podílem jílovitých částic (Jenny 1941). Převažuje chemické zvětrávání (Duchaufour 1997), kdy horniny mění své chemické složení (Smolíková 1982). Hlavními procesy jsou rozpouštění ve vodě (Smolíková 1982) a hydrolýza (Duchaufour 1997). Látky se lépe rozpouštějí v teplejší vodě. Rozpouštěcí schopnost je často zvýšena přítomností oxidu uhličitého nebo různých solí a kyselin ve vodě. Z anorganických látek se dobře rozpouštějí vápence, špatně silikáty. Při hydrolýze se látky vlivem vody štěpí na jednodušší sloučeniny (Smolíková 1982). Nejlépe se odštěpuje křemík a bazické kationty, které jsou pak vyluhovány, nejodolnější jsou naopak hydroxidy hliníku a železa, které se v půdě hromadí (Jenny 1941). Křemík, který není vyluhován, tvoří s hliníkem a někdy i železem sekundární jílové minerály: v subtropích illit a vermiculit, v tropech illit, vermikulit a kaolinit, v rovníkových tropech kaolinit. Vyluhování křemíku je vyšší v nejteplejším a nejvlhčím podnebí (Duchaufour 1997), v chladnějších oblastech je proto jíl mnohem více křemičitý, poměr $\text{SiO}_2 : \text{Al}_2\text{O}_3$ nabývá hodnot 4 – 5, zatímco v teplých je nižší než 3. Zde je tedy jíl bohatší na Al a Fe (Jenny 1941, Smolík 1957). V teplém podnebí také dochází k silné krystalizaci uvolněných oxidů železa na goethit a hematit (Duchaufour 1997).

Nepřímo působí podnebí na vývoj půdy prostřednictvím vlivu na rostliny. Makroklima určuje fyziognomii rostlin a životní formy na stanovišti (Ellenberg 1988). Teplotní extrémy omezují schopnost rostlin provádět fotosyntézu a mohou působit také na půdní mikroorganismy (Walker a del Moral 2003). Kromě očekávaného vlivu na uchycení rostlin, ovlivňuje klima sukcesi vegetace a tím půdy i skrz regionální species pool (viz kap. 3.1.2.) (Řehouňková 2006b).

Zároveň je během primární sukcese nezanedbatelný vliv mikroklimatu (Walker a del Moral 2003), které stejně jako makroklima působí na pedogenezi přímo nebo nepřímo prostřednictvím vlivu na rostliny a půdní organismy (Duchaufour 1997).

Přímý vliv se projevuje zrychlením zvětrávání a rozkladu organických látek při vyšší teplotě, jak už bylo popsáno výše, stejný je i vliv vlhkosti. Rychleji se ohřívají půdy tmavší barvy a s menším obsahem vody, půdy písčité a vápnité, a především povrch bez vegetace (Duchaufour 1997). Skalní stěna bez vegetace se na slunci může rozpálit až na 60 – 70°C, protože ji neizoluje vrstva rostlinných zbytků jako půdu pod vegetací, a i rostliny samotné fungují jako dokonalá izolace povrchu a jejich evapotranspirace a fotosyntéza část dopadajícího záření odčerpávají. V noci se pak

skalní stěna díky akumulovanému teplu ochlazuje pomaleji než okolí (Sádlo a Tichý 2002).

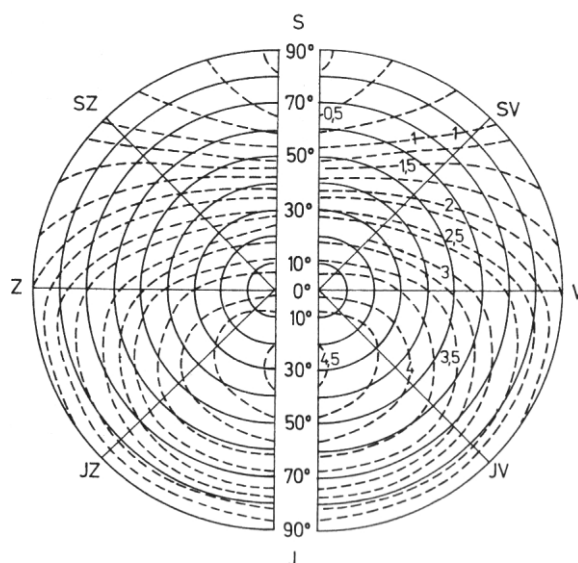
Protože je mikroklima z velké části určováno vegetací a půdou, během sukcese se mění. Sukcese začíná ve fyzikálně extrémním prostředí a způsobuje jeho přeměnu na prostředí fyzikálně mírnější tak, že se stává vhodnější pro stále větší spektrum organismů. V prostředí prvotních ekosystémů mohou růst pouze jejich původní společenstva a organismy, zatímco v prostředí konečných ekosystémů může růst několik druhotných společenstev (Moravec 1969).

2.1.3. Reliéf

Reliéf ovlivňuje vývoj půdy a vegetace v průběhu primární sukcese prostřednictvím nadmořské výšky, sklonitosti, orientace, a určením vztahu k hladině podzemní vody. Členitý reliéf ovlivňuje místní vzdušné proudění, teplota a srážky jsou závislé na nadmořské výšce i na expozici svahu. Teplota s výškou klesá, srážkové úhrny stoupají, což zvyšuje vyluhování živin (Jenny 1941). Proto se v chladných a vlhkých horských podmínkách obvykle tvoří morová forma nadložního humusu, ale vlivem silného slunečního záření ve vyšších nadmořských výškách se výjimečně může zformovat i mul, a to i na kyselé hornině (Duchaufour 1997). Na jižních svazích je povrch teplejší a sušší s až třikrát větší evapotranspirací, vyšší dekompozicí a mineralizací, ale také nižší rostlinnou produkcí a tím pádem nižší akumulací C a N (Walker a del Moral 2003). Nižší akumulace C a N však může souviset s typem vegetace, protože na severních svazích se tvoří spíše chladnomilnější a vlhkomilnější společenstva – v našich podmínkách většinou lesní, zatímco na jižním svahu stejného útvaru se může vyvinout i teplomilná step (Smolíková 1982), která produkuje méně organického materiálu. Příkon přímého slunečního záření v závislosti na expozici svahu a jeho sklonitosti ukazuje obr. 1. V našich zeměpisných šířkách nejvíce sluneční energie přijímají svahy se sklonitostí 30° orientované na jih (Moravec 1994).

Sklonitost svahu ovlivňuje míru infiltrace vody a erozi. Větší sklonitost zapříčiňuje nižší infiltraci a tedy vyšší povrchový odtok, sušší mikroklima a slabší vyluhování (Jenny 1941, Smolíková 1982), což je výrazné především na jemnozrnných substrátech (viz kap. 2.2.1.). Vyšší sklonitost také zvyšuje pravděpodobnost eroze, především v kombinaci s jemnozrnnou půdou. Půdní částice jsou odnášeny tak dlouho,

Obr. 1 Přímé sluneční záření v závislosti na sklonu a expozici svahu



---- izočáry sumy potenciálního přímého slunečního záření v $10^6 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ za 6 měsíců
vegetačního období

Zdroj: sec. Jeník a Rejmánek ex Moravec 1994

dokud svah nedosáhne menšího úhlu, kdy už neeroduje, nebo není kolonizován rostlinami, které ho stabilizují svými kořeny a zachycováním odnášených částic.

Stabilizace se zrychluje při vyšší rostlinné produkci (Walker a del Moral 2003). Při erozi je vždy odnášen především vyvíjející se humusový horizont, proto na příkrých svazích nikdy nejsou překročena iniciální stadia půdní tvorby. Nacházíme zde mělké skeletovité půdy bez vyvinutých diagnostických horizontů (litozemě, rankery), kde přetrvává vysoký vliv matečné horniny. Naopak na úpatích a v depresích jsou půdy pohřbívány (Smolíková 1982).

Reliéf určuje společně s půdotvorným substrátem, horninou v podloží, klimatem a vegetací míru působení podpovrchové vody na pedogenezi a vývoj vegetace. Ta se uplatňuje hlavně v terénních depresích, kde je důsledkem zamokření, které zpomaluje rozklad organických látek (Jenny 1941) (více viz kap. 2.1.4.), v extrémnějším případě může dojít až k tvorbě slatin a rašelin (Smolíková 1982). Vlivem sezónního provlhčení zde může probíhat proces oglejení: při převlhčení dochází k mobilizaci iontů železa, hliníku a manganu a tím k odbarvení půdy, při prosychání se pak látky zpětně vysráží a vzniká typický mramorovaný horizont (Tomášek 2003). V primární sukcesi se uplatňuje nejvíce zpomalením rozkladu organického materiálu a tvorby humusu a ovlivněním

vegetace – vývoj v hydrosérii (viz kap. 3.2.3.). V terénní depresi také dochází k většímu hromadění organického materiálu (Smolíková 1982).

2.1.4. *Organismy*

Úloha organismů v půdotvorném procesu je klíčová, bez jejich činnosti by půdy nemohly vzniknout. Vyšší rostliny akumulují v biomase uhlík a dusík, proto jsou jejich části po odumření zdrojem organického materiálu, který se po chemické či biotické přeměně stává podstatnou součástí půdy - humusu. Jeho rozklad a případnou následnou syntézu zajišťují půdní mikroorganismy a půdní fauna (Smolíková 1982, Duchaufour 1997). V primární sukcesi je půdní biota překvapivě hojná, již v raných stádiích (Walker a del Moral 2003), jak ukázal například výzkum na hnědouhelných výsypkách, kam se drobní půdní živočichové často šíří větrem (Frouz 2006).

Mikroorganismy svou činností, zvláště rozkladem organické hmoty, uvolňují CO₂ a různé organické kyseliny (máseľnou, octovou, mléčnou, mravenčí) i silné anorganické kyseliny (sírovou, dusičnou), které napomáhají chemickému rozrušování matečné horniny (Smolíková 1982). Největší význam mají v iniciálních stádiích pedogeneze, protože jejich odumřelá těla jsou prvním zdrojem humusu a živin pro vyšší rostliny (Smolíková 1982). Patří sem především bakterie, aktinomycety a houby. Množství a druhové složení mikroorganismů se mění v závislosti na hydrotermických podmínkách, vegetačním krytu a především kyselosti prostředí (Smolíková 1982, Jenny 1941). Bakterie tvoří kolonie a řetězce v kořenové zóně – rhizosféře – jsou náročné na vlhkost a dávají přednost slabě kyselému až alkalickému prostředí, bohatému na dusík (Smolíková 1982, Duchaufour 1997). Na rozdíl od hub, které preferují slabě kyselou až kyselou reakci a sušší stanoviště (Smolíková 1982), což pozoroval i Frouz et al. (2001) ve studii odlišného vývoje půdní bioty na kyselých písčitých půdách s borovicemi a na jílových alkalických půdách s porostem olší. Na kyselých písčitých půdách byly houby hojnější.

Bakterie většinou rozkládají celulózu a cukry, které mineralizují na CO₂ (Duchaufour 1997), ale vyžadují organickou hmotu lehce rozloženou, zatímco houby zpracovávají i odolnější organické sloučeniny (Smolíková 1982). Většina jich sice také rozkládá celulózu, ale například houby způsobující bílou hnilobu dřeva žijící v kyselém prostředí jsou jedinými dekompozitory, kteří mohou rozkládat lignin (viz níže)

(Duchaufour 1997, Kovářová 2006). Hlavní úlohou mikroorganismů v půdě je rozklad bílkovin z těl rostlin a živočichů a uvolnění dusíku, který je zde vázán a který představuje hlavní živinu pro společenstvo. Produktem jejich činnosti je amoniak. Pouze některé rostliny však mohou přijímat dusík v této formě – přesněji jako amonný kationt (hlavně rostliny na kyselých půdách, kde je často jediným zdrojem dusíku). Pro jiná společenstva je nezbytná jeho přeměna nitrifikací (Smolík 1957, Moravec 1994). Nitrifikační bakterie žijí většinou v symbióze s kořeny bobovitých rostlin a jsou většinou i schopné vázat vzdušný dusík jako amoniak (Duchaufour 1997, Walker a del Moral 2003). Při nitrifikaci dochází k oxidaci amoniaku na dusitany a poté na dusičnany (Duchaufour 1997), které jsou zdrojem dusíku ve společenstvech nepřijímajících amoniak. Rostliny žijící v symbióze s nitrifikačními bakteriemi pravděpodobně nejvíce zásobují dusíkem prvotní společenstvo v primární sukcesi, důležitými volnými fixátory dusíku jsou proto i lišejníky (Walker a del Moral 2003), které tak jsou významnými pionýrskými druhy připravujícími primární plochu pro kolonizaci cévnatých rostlin (Smolíková 1982). Přesto však druhy žijící v symbióze s nitrifikačními bakteriemi nebyly mezi prvními druhy kolonizujícími opuštěné pískovny, kde byl velký nedostatek dusíku (Borgegard 1990). Opačným procesem nitrifikace je denitrifikace, kdy bakterie žijící v prostředí s nedostatkem kyslíku dýchají ten z dusičnanů a tím je opět redukován (Duchaufour 1997) až na amonný kationt, který může být lépe vázán v sorpčním komplexu, čímž je zabráněno jeho vyluhování, které často postihuje dusičnany (viz kap. 2.3.5.) a tím zamezeno ztrátám dusíku z ekosystému (Walker a del Moral 2003).

Houby často žijí v symbióze s kořeny stromů – mykorrhize, a mohou těmto stromům usnadňovat kolonizaci nepříznivých míst primární sukcese usnadňováním příjmu vody a živin. Zároveň však houby dočasně odnímají dusík z ekosystému, proto by mohly zpomalit sukcesní vývoj v prvotních stádiích (Walker a del Moral 2003). V raných stádiích vývoje společenstva ale houby nejsou hojné (Frouz et al. 2001), raným stádiím dominují bakterie, jejichž počty během sukcese nejprve vzrůstají a v pozdních stádiích deklinují (Walker a del Moral 2003). Naproti tomu počet hub vzrůstá po celou dobu vývoje. Během sukcese vzrůstá i celková rozmanitost půdní bioty (Frouz et al. 2001). Frouz et al. (2001) zjistil variabilnější vývoj diverzity na jílové alkalické půdě s porostem olší než na kyselé písčité s borovicemi, kde byl vývoj zpomalen v iniciálních stádiích nepříznivými vlastnostmi substrátu i malým množstvím rostlinného opadu a jeho nízkou kvalitou.

Půdní bezobratlí jsou hojnější v živinově bohatých půdách (Smolíková 1982). Začínají rozklad organického materiálu (listový opad) a připravují ho pro bakterie a houby. Někteří přispívají k tvorbě jedné z forem humusu, kupříkladu žížaly přispívají k tvorbě mulu, členovci moderu (Smolíková 1982). Žížaly se vyskytují na vlhkých stanovištích, členovci na sušších (Smolíková 1982). Opět zde tedy vidíme nepřímý vliv klimatu na vývoj půdy, především humusového horizontu.

Při rozkladu jsou většinou rostlinné zbytky nejprve vyluhovány vodou, některé sloučeniny oxidovány vzdušným kyslíkem a některé části rozmělněny půdní faunou, která je zároveň mísí s anorganickou složkou nebo i biochemicky pozměňuje v zažívacím traktu (Smolíková 1982). Organický materiál se buď rozkládá na jednoduché anorganické sloučeniny (vodu, oxid uhličitý, oxid dusičitý, oxid siřičitý) procesem mineralizace, nebo se procesem humifikace mění na poměrně stálé humusové látky (Smolík 1957), které tvoří základ humusu. Mineralizaci zajišťují některé mikroorganismy (bakterie a houby) tzv. biotickou oxidací neboli dýcháním (Smolíková 1982). Za uvolnění energie, kterou spotřebují, přemění organickou hmotu s obsahem C, O, H na CO_2 a H_2O . Oxid uhličitý pak může být opět využit rostlinami při fotosyntéze, čímž dochází k jeho koloběhu v ekosystému. Zároveň uvolňují z bílkovin dusík ve formě amoniaku, a dále minerální látky: draslík, vápník a hořčík, fosfor a síru jako fosfáty, sulfáty nebo sulfidy (Smolík 1957). Tyto organismy vykazují zvýšenou činnost při vyšších teplotách a provzdušnění. Za nepřístupu kyslíku vzniká činností anaerobních bakterií amoniak, CO_2 a H_2S (Smolík 1957). K mineralizaci také často dochází bez přispění mikroorganismů v létě vlivem vysoké teploty. Povrch se totiž může rozpálit až na 60°C a uhlíkaté látky se pak skutečně chemicky spalují a zanechávají v půdě živiny jako Ca, Mg, K a Na ve formě uhličitanů, uhlík a vodík spalováním poskytují CO_2 a H_2O . Rozklad se zrychluje přítomností Ca, Fe nebo P (Smolík 1957). Proto se organický materiál lépe rozkládá na vápencích, jak bylo uvedeno v kap. 2.1.1.

Větší část organické hmoty se ale mění na poměrně stálé humusové látky procesem humifikace (Smolík 1957), který je nejdůležitějším procesem v půdě, protože určuje její úrodnost a úživnost pro další organismy, a tím její další vývoj. Humus ovlivňuje vodní i vzdušný režim půdy, zvyšuje přístupnost živin a vyrovnává půdní reakci, tedy snižuje vliv půdotvorného substrátu na vegetaci (Smolíková 1982). Při procesu humifikace se zvyšuje obsah dusíku: organický materiál má poměr C/N průměrně 80 : 1, zatímco vzniklý humus 10 : 1 (Smolík 1957). Část organické hmoty je při něm přeměněna v sekundární humínové látky (Smolíková 1982). Humínové látky

jsou rezistentní vůči rozkladu a tradičně se člení na tři typy: fulvokyseliny, humínové kyseliny a humíny. Fulvokyseliny mají žlutohnědou až červenohnědou barvu, nižší obsah uhlíku, silně kyselou reakci, v půdě jsou vysoce mobilní a vznikají převážně chemickou cestou. Díky těmto vlastnostem rozkládají a vyluhují minerály a podporují podzolizaci. Humínové kyseliny jsou hnědé až černé, mají středně kyselou reakci a střední mobilitu, vznikají převážně bioticky. Humíny vznikají stárnutím a proměnami obou předešlých, jsou černé, pouze nepatrně mobilní a mají slabě kyselou reakci (Smolíková 1982). V tradičním, dnes trochu diskutovaném pojetí tyto typy humínových látek vznikly pod různým vegetačním krytem, vlivem odlišného klimatu, popř. matečné horniny a charakterizují různé formy humusu: mor neboli surový humus, moder a mul.

Surový humus neboli mor se vyvíjí v chladných a vlhkých podmínkách na kyselých půdách bioticky inaktivních pod jehličnatým lesem nebo vřesovištěm, humínovými látkami jsou převážně fulvokyseliny. Je to mladá forma humusu (Smolíková 1982), který nejprve vzniká při rozkladu všech látek (Smolík 1957). Humifikace se uplatňuje jen ve velmi omezené míře. Je nejnepříznivější formou humusu, protože fulvokyseliny podporují vymývání živin. Těžce rozložitelné zbytky se hromadí v nadloží minerálních vrstev, s nimiž jsou jen nedokonale smíseny.

Moder vzniká humifikací organických zbytků v listnatých a jehličnatých lesích, je více či méně smísen s minerální substancí, ale částice nejsou spjaty s anorganickou složkou půdy, jen dokonale smíseny (Smolíková 1982).

Mul je nejsložitější formou s velmi příznivými vlastnostmi, vyvíjí se v teplém a mírně vlhkém klimatu na bioticky aktivních půdách s dostatečným množstvím živin, zrnitostně jemných a provzdušněných, pod vegetačním krytem, který dodává dostatečné množství snadno rozložitelných zbytků, jako jsou traviny a květnaté byliny stepních porostů. Probíhá tu humifikace a spojení s minerálním půdním tělesem, převládají šedé humínové kyseliny. Je jediným stálým humusem, druhé dva mají tendenci se rozkládat a navracet se do koloběhu jako CO_2 a H_2O (Smolíková 1982). Trvalý humus zlepšuje fyzikální vlastnosti půd: těžké zlehčuje, takže nasávají vodu i vzduch, lehké naopak jeho vlivem zadržují více vody (Smolík 1957).

Typ humusu tedy závisí na klimatu, matečné hornině, vodě, ale především kvalitě a kvantitě organického materiálu. Vliv matečné horniny se uplatňuje přímo (viz kap. 2.1.1.), ale i nepřímo skrz vegetaci, která většinou zesiluje její vliv (Duchaufour 1997). Organický materiál je odvozen přímo od vlastností rostlin, které ho produkují. Množství organického materiálu je dáno rostlinnou produktivitou a tvorbou biomasy. Je

zřejmé, že kromě její změny během sukcesního vývoje se tvorba biomasy liší i v různých společenstvech. Nejvíce organického materiálu produkuje tropický les, v našich podmínkách mokřady, dále pak les listnatý a travní porosty. Méně biomasy produkuje jehličnatý les (Moravec 1994). Snad ještě důležitější je chemické složení organického materiálu. Pro tvorbu humusu jsou příznivé organické složky bohaté na dusík, celulózu, polysacharidy, ale především musí být snadno rozložitelné, tedy bez fenolických látek nebo s těmi snadněji rozložitelnými. Takové vlastnosti má opad olše, jasanu, jilmu, habru a lípy (Duchaufour 1997). Lipový opad dokonce umožňuje existenci druhů vázaných na živinově bohaté stanoviště (například na vápence) i na chudých horninách, protože obohacuje půdu vápníkem (Ložek 2002b).

Jsou to právě fenolické látky, které nejvíce znekvatňují humus svou obtížnou rozložitelností (Smolík 1957). Jsou produktem fotosyntézy a jsou stavebními prvky ligninu, který je obsažen ve dřevě, ale právě také v opadu jehličnanů a některých dalších rostlin, například vřesovcovitých (vřes, borůvka, brusinka). Pomáhají totiž rostlinám rostoucím na kyselých půdách vyrovnat se s toxicitou hliníku. Jejich obsah se zvyšuje se stářím ekosystému, ale rostliny jich produkují více i při stresu: nedostatku živin, zvláště dusíku, znečištění ovzduší (např. oxidem siřičitým) nebo při poranění (Kovářová 2006). Tyto látky vytvářejí pevné vazby s bílkovinným dusíkem, který pak není přístupný dalším rostlinám ani mikroorganismům s výjimkou hub způsobujících bílou hnilobu dřeva. Ty jsou pak často v mykorhize s danými stromy. Dusík se tak nemůže ztrácet z ekosystému. Rozpad ligninu ještě může být více brzděn depozicí dusíku, zřejmě díky potlačení hub, které ho rozkládají. Pokud by došlo k jejich eliminaci, cyklus dusíku by se zablokoval (Kovářová 2006). Fenolické látky také omezují růst rostlin, zvláště semenáčků jehličnanů (Kovářová 2006). Jejich zvýšené množství ve svém opadu produkuje bříza, což jí dodává schopnost bránit se ztrátám dusíku a řadí ji na přední místo mezi pionýrskými druhy, zvláště na nepříznivých stanovištích (Kovářová 2006). Nepříznivými vlastnostmi organického materiálu při tvorbě humusu je tedy vysoký obsah ligninu, vysoký poměr C/N a obsah lipidů (resin, vosky), které jsou toxické pro některé dekompozitory (Duchaufour 1997). Takové organické látky tvoří surový humus a produkují fulvokyseliny, které podporují podzolizaci (Duchaufour 1997, Smolíková 1982). Produkují je především jehličnany a vřesovcovité (Ellenberg 1988). Na druhou stranu lignin v menším množství v půdě odolává mikroorganismům a po promíchání s ostatními složkami může tvořit základ trvalého humusu (Smolík 1957).

Na vývoj humusu má vliv i pH rostlinného opadu, které ovlivňuje jak pH vzniklého humusu, tak i půdní mikroorganismy, které mají nároky na kyselost prostředí (viz výše). Borový opad má pH 4,5; borůvkový 4,8; březový 5,9; javorový 6,5; lískový 7,2 (Smolíková 1982, Jenny 1941). Půdní pH mění také kořeny rostlin uvolňováním výměšků složených z uhlíku (Walker a del Moral 2003).

Jak již bylo uvedeno výše, rychlost rozkladu organického materiálu ovlivňuje mnoho faktorů: vlhkost, teplota, poměr C/N, obsah ligninu, pH. Rychlá dekompozice probíhá v provzdušněných, vlhkých a úrodných půdách. Živiny uvolněné rozkladem stimulují další dekompozici tím, že pozitivně zpětně ovlivňují složení půdních mikroorganismů. Úplná přeměna organického materiálu může být zpomalena jeho uzavřením v polysacharidech, které jsou důsledkem vývoje drobtovité struktury při růstu kořenů vyšších rostlin. Toto vede k jeho akumulaci, která podporuje sukcesní změnu ve prospěch druhů adaptovaných na více vyvinuté půdy (Walker a del Moral 2003).

Vegetace je tedy hlavním zdrojem organického materiálu v půdě, ale také vyrovnává teplotní a vlhkostní výkyvy, a to především vytvářením mikroklimatu, jak bylo popsáno v podkapitole 2.1.2.: přispívá k provzdušnění a upravuje teplotu a vlhkost půdy, protože na jednu stranu zpomaluje odpařování vody, ale na druhou stranu intercepcí část vody zadrží a ta se do půdy se nedostane (Smolíková 1982). Vyšší rostliny ovlivňují i fyzikální a chemické vlastnosti půdy a napomáhají zvětrávání matečné horniny svými kořeny (viz kap. 2.1.1.). Skrze kořenový růst, infiltraci vody a tím, že působí jako bariéra, rostliny stabilizují substráty a chrání půdu před erozí (viz kap. 2.1.3.).

2.1.5. Čas

Čas se jako půdotvorný činitel uplatňuje pouze jako doba působení ostatních půdotvorných činitelů. Čím je tato doba delší, tím větší je vliv působení půdotvorných faktorů na pedogenezi (Smolíková 1982). Za stále stejného působení pedogenetických činitelů, avšak po rozdílnou dobu, se ve středoevropských podmínkách může vystřídat několik půdních typů od nevyvinutých půd, kam patří i černozemě, přes počínající illimerizaci u hnědozemí k luvizemím a případně až k sekundárním pseudoglejům. Tato vývojová řada se označuje jako půdní katéna (Tomášek 2003). Stupeň vyvinutosti půdy

se určuje podle míry diferenciacce půdního profilu: počtu a mocnosti horizontů (Jenny 1941).

Na zkoumaných plochách primární sukcese post-těžebních tvarů nepůsobí půdotvorní činitelé po dlouhý čas, proto zde nacházíme půdy nevyvinuté, mělké, bez rozlišeného horizontu B. Nicméně v rychlosti vývoje půd hraje roli mnoho faktorů. Podzoly se kupříkladu v určitých podmínkách mohou vyvinout velmi rychle: ve vlhkém podnebí a velmi kyselém prostředí, způsobeném kyselou matečnou horninou a porosty vřesovcovitých či jehličnanů, dochází k vyluhování a podzolizaci již po 100 letech vývoje (Smolíková 1982, Jenny 1941). Během času působení půdotvorných činitelů na plochách primární sukcese a kolonizace prvních rostlinných druhů se půda i samotné prostředí vyvíjí ke stále příznivějším podmínkám, takže je vhodné pro stále širší spektrum druhů, v důsledku čehož dochází ke změnám druhového složení během sukcese vegetace, o čemž pojednává kap. 3.2.2. V četných studiích byla velká část variability vegetace primární sukcese na různých stanovištích vysvětlena právě variabilitou stáří stanoviště (Řehouňková 2006, Bossuyt et al. 2003).

2.1.6. Antropogenní vlivy

Člověk zasahuje do vývoje půdy přímo nebo nepřímo ovlivněním ostatních půdotvorných činitelů: substrátu, podnebí, reliéfu nebo organismů a vegetace (Smolíková 1982). Příklady přímého ovlivnění vývoje půd a vegetace známe už z dávné historie. Jejich důsledky dnes můžeme sledovat na pravěkých hradištích ve formě výskytu druhů náročnějších na živiny, protože půdy zde byly v důsledku dlouhodobého pobytu člověka a hospodářských zvířat obohaceny živinami, především dusíkem. Nejvýraznější je tento jev na chudých horninách, jako jsou například buližníky. Příkladem takové lokality jsou právě buližníkové skalní útvary v Divoké Šárce (Ložek 2002b). Dnes se do půdy dostávají dusíkaté látky hnojením v zemědělství nebo skrz znečištění ovzduší oxidy dusíku a jeho následnou atmosférickou depozicí (stejným způsobem i znečištění oxidy síry) (Moldan 1990, De Kovel et al. 2000). Především však činností člověka dochází k nepřímému ovlivnění sukcesního vývoje změnami v okolní krajině, která má klíčový význam při osidlování primární plochy rostlinnými a živočišnými druhy, jak bude podrobně vysvětleno v kapitolách 3.1.2. a 3.1.3.

Plochy primární sukcese, kterým se věnuje tato práce, vznikly přímým zásahem člověka, kdy byla půda odstraněna v celém profilu a nezřídka došlo i ke změně půdotvorného substrátu jeho odstraněním při těžbě a odhalení matečné horniny někdy zcela odlišných vlastností v podloží, na které nyní vzniká nová půda, popř. vytvořením antropogenního půdotvorného substrátu na výsypkách. Tato práce se zabývá vývojem půdy a vegetace na místech, kde po tomto prvotním narušení již k přímým zásahům člověka nedochází. Mohlo by k tomu docházet např. překrytím matečné horniny vrstvou ornice nebo různým vylepšováním půdních vlastností např. hnojením a také změnou hydrologického režimu drenážováním, jak se tomu děje při technických sanacích a rekultivacích (Řehounek et al. 2010), tato práce se však věnuje post-těžebním útvarům, kde byla z rozličných důvodů umožněna spontánní sukcese.

2.2. Půdní znaky a vlastnosti a jejich změna v průběhu primární sukcese

Vlivem odlišného působení půdotvorných činitelů (hlavně matečné horniny, klimatu a organismů) se vyvinuly půdy různých fyzikálních a chemických vlastností. Půdní vlastnosti mají významný vliv na její schopnost zajišťovat rostlinám živiny, vodu a kyslík. V této kapitole budou rozebrány jednotlivé znaky a vlastnosti, jejich vliv na vegetaci a jejich vývoj v průběhu primární sukcese. Důraz bude kladen na ty znaky a vlastnosti, které rychlost a směr primární sukcese ovlivňují. Nebude zde podrobněji popsána hloubka půdy, která zpravidla stoupá s postupující pedogenezí a akumulací organického materiálu, který podmiňuje tvorbu humusu. Na mělké půdě najdeme většinou nižší vegetaci trávníků nebo společenstev mechů a lišejníků (Ellenberg 1988). Souvislost výskytu jednotlivých rostlin s některými půdními vlastnostmi (vlhkost, pH a množství dusíku) popisují nejlépe Ellenbergovy ekologické indikátory (Ellenberg 1991).

2.2.1. Textura

Textura půdy neboli půdní zrnitost je vyjádřena kvantitativním zastoupením zrn různých velikostí v půdě (Smolíková 1982). Je zpravidla určována matečnou horninou a intenzitou zvětrávání, jak již bylo popsáno v kap. 2.1.1. a v kap. 2.1.2. Významným

způsobem ovlivňuje vodní a vzdušný režim půd (viz kap. 2.2.2. a 2.2.3.), skrze ně pak i vegetaci.

Studie Řehouňkové a Pracha 2006b prokázala významný vliv zrnitosti na průběh primární sukcese v pískovných. Lehké půdy jsou snadno propustné a mají malou vodní kapacitu, těžké naopak zadržují vodu, což může v extrémních případech způsobit i zamokření (Smolíková 1982). Tento jev je způsoben odlišnou strukturou a pórovitostí těchto půd, jak bude blíže vysvětleno v kap. 2.2.2. Na druhou stranu však do půd s vysokým obsahem jílu voda proniká pomalu, proto se taková půda na svahu stává sušší než by příslušelo klimatickým poměrům (Smolík 1957). Ve studii Řehouňkové (2006) v opuštěných pískovných jemnozrnné půdy s vyšším obsahem prachu a jílu odpovídaly vlhčím stanovištím, hrubozrnné převažovaly na mírně vlhkých stanovištích. Podíl jemnozrnných frakcí v půdách stoupal se stářím stanoviště.

Přímý vliv textury na vegetaci pozorujeme v preferencích různých typů vegetace. Jemnou zrnitost preferují trávy, pak dále přes byliny, keře, listnaté stromy, až k jehličnatým lesům rostoucím na hrubozrnných půdách (Smolíková 1982). Podobně Grubb (1987) podle velikosti zrn uvádí, že se v primární sukcesi nejčastěji na jemnozrnném substrátu uchycují trávy, byliny na štěrku, stromy ve skalních puklinách a na skalních stěnách mechorosty. Dlouhověké druhy, které pomalu rostou (stromy a lišejníky) mohou kolonizovat substráty s většími zrny a také místa s horší dostupností vody a živin částečně proto, že svými kořeny mohou dosáhnout vlhkosti ve větších hloubkách (Grubb 1987). Písčité i jílovité půdy mají svá zvláštní specializovaná společenstva (Moravec 1994, Ellenberg 1988).

2.2.2. *Struktura a pórovitost*

Struktura půdy určuje rozdělení prostoru mezi pevný materiál a mezery (póry), z nichž některé jsou zaplněné vodou a jiné vzduchem. Toto uspořádání pak významně ovlivňuje podíl kapalné a plynné složky a tudíž určuje vodní a vzdušný režim půdy (Duchaufour 1997). Struktura může být narušena a změněna na strukturu méně příznivých vlastností vlivem různých vnějších okolností (Duchaufour 1997).

Primární sukcese na post-těžebních tvarech často začíná na substrátech s poškozenou půdní strukturou. Půdní agregáty jsou zničeny pohybem těžké techniky, což způsobuje pokles pórovitosti. Zanikají hrubé póry (největší póry s průměrem

nad 50 μm) povětšinou vyplněné vzduchem, protože srážková voda jimi odteče do několika hodin, a snížen je i počet středních (50 – 10 μm), ve kterých se voda drží o něco déle. Neporušené zůstanou pouze jemné póry (10 – 0,2 μm) zadržující kapilární vodu absorbovatelnou rostlinami a velmi jemné póry (s průměrem menším než 0,2 μm), které jsou obvykle vyplněny vodou neabsorbovatelnou kořeny rostlin (Duchaufour 1997). Jako nejprůzračnější se uvádí poměr hrubých pórů k součtu středních a jemných 2 : 3, čehož dosahují půdy hlinité (Smolíková 1982). Zánikem hrubých a části středních pórů dochází ke snížení vzdušné kapacity, ale i zásob absorbovatelné vody (Duchaufour 1997). Tento jev označujeme jako kompakce (zhutnění) a snáze mu podléhají jemnozrnné substráty (Walker a del Moral 2003).

Z toho, co již bylo řečeno, vyplývá, že zhutnělá půda má většinou mnohem méně příznivé vlastnosti pro život organismů, včetně půdních dekompozitorů. Nepřímo tedy ovlivňuje i rozklad organického materiálu a tvorbu půdy. Zánikem hrubých pórů vlivem zhutnění se velmi sníží možnost výměny plynů mezi atmosférou a půdou, zvláště spodními částmi profilu. Zde pak může podíl kyslíku poklesnout až na několik procent, zatímco dobře provzdušněná půda obsahuje jen o něco méně kyslíku než atmosféra. Naopak množství oxidu uhličitého se může zvýšit až na 5 %, i za příznivých podmínek ho však půda může obsahovat až 3 %, pokud je v půdě vysoká biologická aktivita (Duchaufour 1997). Oba plyny se v půdě vyskytují volně i v roztocích. Pokud se tedy ve špatně provzdušněném profilu nedostává volného kyslíku, mohou kořeny dýchat rozpuštěný kyslík. Tímto zde pak může docházet k redukci oxidů železa, jak se to děje na zamokřených plochách při procesu oglejení. Pokud dojde k úplnému nedostatku kyslíku, mají kořeny problémy s dýcháním. Z dřevin takového extrému špatně snáší například buk. Nejlépe je snášejí druhy, které umějí transportovat kyslík ze vzdušného prostředí ke kořenům: olše, bříza, vrba (Duchaufour 1997).

Během sukcese může být zhutnění zmírněno růstem kořenů a činností půdní fauny a mikroorganismů (Walker a del Moral 2003), kteří mohou vytvořit nové půdní agregáty. Mikroorganismy tvoří organominerální pojítka, půdní fauna spojuje hmotu střevočným průchodem do mikroagregátů (např. jílovitohumusové hrudky mulu vytvářené žížalami) (Duchaufour 1997). Agregátová struktura má vhodnou pórovitost i poměr jemných a hrubých pórů (Smolíková 1982).

2.2.3. *Vlhkost a hloubka hladiny podzemní vody*

Vlhkost půdy neboli obsah vody v půdě je zásadním faktorem ovlivňujícím pedogenezi i sukcesi vegetace. Bez vody nemohou probíhat pedogenetické procesy ani výživa rostlin (Smolíková 1982, Duchaufour 1997). Zdrojem vody v půdě jsou z velké většiny srážky, dále podzemní voda (Duchaufour 1997) a jen malá část vzniká kondenzací vodní páry (Smolíková 1982). Množství zadržované půdní vody závisí na srážkových klimatických poměrech, geologickém podloží (viz kap. 2.1.1.), sklonitosti reliéfu (viz kap. 2.1.3.), vegetačním krytu (viz kap. 2.1.4.) a fyzikálních vlastnostech půdy, což bylo detailně popsáno v kap. 2.2.1. o textuře a 2.2.2. o struktuře a pórovitosti. Z hrubých pórů voda odteče do několika hodin po dešti, středními však protéká až několik týdnů. Trvale je voda zadržována v jemných a velmi jemných pórech. Pokud je však nízká propustnost spodních částí profilu, popř. podloží a sklon terénu je malý, dochází k zadržení vody i ve středních pórech a periodickému zamokření, které se v dobách sucha ztratí prostřednictvím evapotranspirace (Duchaufour 1997). Vodu zadržovanou v jemných pórech označujeme také někdy jako kapilární. Tato voda je využitelná rostlinami, zatímco voda, která je vázaná ve velmi jemných pórech na povrchu půdních částic, tzv. adsorpční voda, je pro rostliny nepřístupná (Duchaufour 1997, Moravec 1994). Proto sice jemnozrnné jílovité půdy mohou zadržovat více vody, ta je však organismům hůře dostupná než v písčitéjších půdách. Podle nároků na snadno dostupnou vodu se rozlišují společenstva hygrofilní, mezofilní a xerofilní (Moravec 1994).

Dalším důležitým faktorem ovlivňujícím vývoj půdy i vegetace je hloubka hladiny podzemní vody. V dobách sucha může podzemní voda vzlínat kapilárními póry a částečně tak nahrazovat vodu spotřebovanou evapotranspirací (Duchaufour 1997). Pod svou hladinou podzemní voda vyplňuje veškeré volné póry v půdě (Smolíková 1982) a snižuje tak míru provzdušnění, což vede až ke vzniku redukčního prostředí a redukci některých sloučenin, hlavně oxidu železitého (viz kap. 2.2.2.). Při periodickém zamokření se v sušších obdobích může opět oxidovat, čímž vznikají charakteristické rezavé skvrny, při trvalém zamokření mohou ionty oxidu železnatého reagovat s kyselinou křemičitou a hliníkem a vytvářet sekundární alumosilikáty zelené barvy (Smolíková 1982).

Vlhkost půdy a částečně související hloubka hladiny podzemní vody je pravděpodobně nejdůležitější faktor řídící sukcesi vegetace. Podle ní rozlišujeme tři

základní série: xeroserie, mesická a hydroserie, protože vlhkost ovlivňuje zapojení různých životních forem, a tak fyziognomii stadií daného společenstva (Walker a del Moral 2003).

Vlhkost půdy se během sukcese mění především díky zlepšující se schopnosti zadržovat vodu, hlavně vlivem akumulace organického materiálu (Bradshaw a Chadwick 1980). Sukcese začínající na holé skále tak vede k postupnému zmírňování extrémů ve vlhkostních poměrech. Iniciální stadia xeroserií na pevné skále mají nejextrémnější vodní režim, kdy se dostatek vody objeví pouze během deště a těsně po něm, většina vody odteče nevyužitá a povrch je úplně suchý. Poměr vody spotřebované organismy ve srovnání s množstvím srážek je velmi malý. Během sukcese však roste. Půda se vyvíjí a svojí schopností zadržovat vodu plní roli zásobárny pro společenstvo. V klimaxovém ekosystému poměr vody využitý společenstvem dosahuje svého maxima a doba periodického sucha zcela mizí nebo je redukována na minimum. Mimo vodního režimu je během sukcese ustaven i vzdušný režim (Moravec 1969).

Řehouňková (2006) na příkladu sukcese vegetace v pískovných prokázaly, že hloubka hladiny podzemní vody a vlhkost stanoviště mají výrazný vliv na druhové složení vegetace. Na sušších místech se zpočátku objevují ruderalní druhy, které mají širokou ekologickou amplitudu, zatímco vlhčí místa jsou osidlována specializovanějšími druhy už v prvním roce (Řehouňková a Prach 2006b). Tento jev bude podrobněji probrán v kap. 3.2. Prach a Pyšek (1994) na základě studií různých sukcesních sérií vyvozují, že nízká počáteční vlhkost půdy zpomalí růst dřevin, ale samotná nebrání jejich úspěšnému uchycení. Jejich omezený výskyt je pravděpodobný až v kombinaci s nízkým obsahem živin (Prach a Pyšek 1994).

2.2.4. *Sorpční komplex: pH a kationty*

Sorpční komplex tvoří jílové minerály (částice fyzikálního jílu – průměr pod 0,002 mm) a jejich komplexy s humusovými látkami i samotné humusové látky. Tyto částice jsou schopné vázat a zadržovat kationty Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , H^+ , NH_4^+ , Al^{3+} v tzv. výměnné formě (Jenny 1941). Na jejich fyzikálních i chemických vlastnostech závisí maximální množství kationtů, které může půda navázat (Smolík 1957). Maximální množství absorbovatelných kationtů označujeme jako sorpční neboli

výměnná kapacita půdy (CEC) (Duchaufour 1997). Humusové složky mají vyšší CEC než jíl. Z jílu má nejvyšší CEC po řadě montmorillonit, vermiculit, illit a nejnižší kaolinit. Během primární sukcese CEC stoupá s akumulací organického materiálu (Walker a del Moral 2003). CEC dále stoupá se stoupajícím pH (viz dále) (Duchaufour 1997).

Sorpční kapacita je nízká v kyselých a písčitých půdách chudých na humus. Se snižováním acidity CEC stoupá, zvláště zvyšuje-li se též množství jílové frakce a humusu (Moravec 1994). Přednostně jsou absorbovány kationty s vyšší valencí: Al^{3+} dříve než Ca^{2+} a teprve nakonec monovalentní K^+ . Při stejné valenci jsou absorbovány dříve ionty méně hydratované: K^+ dříve než Na^+ . Celkově tedy podle síly absorpce: Al^{3+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ . Monovalentní ionty jsou často nahrazovány bivalentními a v humidním podnebí jsou pak snadno vyluhovány. Proto se v sorpčním komplexu vyskytují zřídka (Duchaufour 1997, Jenny 1941). Kationty vázané v sorpčním komplexu jsou chráněny před vyplavením vodou, proto v humidních oblastech představují hlavní zdroj minerální výživy rostlin (Moravec 1994). V aridním klimatu nejsou monovalentní ionty vyplaveny, proto se zde můžeme setkat v půdě s vysokým obsahem sodíku (Duchaufour 1997). Sorpční komplex označujeme jako nasycený, pokud je koncentrace výměnných bazických kationtů rovna výměnné kapacitě. Nenasyčený sorpční komplex nastává, pokud jsou absorbovány především Al^{3+} a H^+ (Duchaufour 1997).

Reakce půdy vyjadřuje poměr koncentrace H^+ k součtu alkálií a alkalických zemin. Kyselé látky uvolňují H^+ , alkalické OH^- . Pokud převládají H^+ , je reakce kyselé a pH nízké, pokud převládají OH^- , je reakce zásaditá a pH vysoké, pokud je jejich koncentrace stejná, je reakce neutrální a pH blízké 7 (Smolík 1957, Duchaufour 1997).

Podle hodnot pH rozlišujeme:

půdy	pH
velmi silně kyselé	< 3,5
silně kyselé	3,4 – 4,5
středně kyselé	4,5 – 5,5
mírně kyselé	5,5 – 6,5
neutrální	6,5 – 7,2
mírně zásadité	7,2 – 8,0

středně zásadité	8,0 – 8,5
silně zásadité	8,5 – 9,0
velmi silně zásadité	> 9

Zdroj: Moravec 1994

Reakce nekarbonátových půd je určována především poměrem výměnných iontů Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ : Al^{3+} , H^+ . Ve většině nekarbonátových minerálních půd mírného pásma závisí pH na poměru Ca^{2+} : Al^{3+} , protože s Mg^{2+} se setkáváme pouze v půdách na dolomitech a hadcích a obsah K^+ a Na^+ je s výjimkou aridních halomorfních půd nízký. H^+ způsobuje kyselost organogenních nekarbonátových půd. V karbonátových půdách spoluurčuje pH CaCO_3 (Moravec 1994). Hodnota pH je ovlivněna i zdrojem dusíku v ekosystému. Pokud rostliny přijímají amoniak, uvolněné vodíkové ionty snižují pH, pokud je hlavním zdrojem dusičnan, uvolňují se hydroxylové anionty, které pH zvyšují (Walker a del Moral 2003), proto je zvláště ve společenstvech přijímajících dusičnan nejvyšší pH na jaře, kdy probíhá nejintenzivnější nitrifikace. Hodnota pH tak může během roku kolísat až o 1 jednotku (Duchaufour 1997).

Hodnota pH napomáhá určit nasycenost sorpčního komplexu, ale jen přibližně, protože půdy, které mají podobné pH mohou mít v extrémním případě i velmi rozdílnou nasycenost sorpčního komplexu. To se stává, pokud je u jedné půdy kyselost způsobena Al^{3+} ze zvětrávání jílu a u druhé H^+ z rozkladu organického materiálu. Půda obsahující Al^{3+} je sorpčně nenasycená, půda s převažujícím H^+ má více nasycený sorpční komplex a obsahuje i málo toxického hliníku, proto na ní mohou růst i neutrofilní druhy (Duchaufour 1997).

Během primární sukcese obecně pH klesá, jak se akumuluje organický materiál a s ním vodíkové ionty, nicméně některé substráty mohou být zpočátku velmi kyselé (Walker a del Moral 2003) a pokles pH nemusí být zaznamenán. Pokles pH s akumulací organického materiálu zaznamenali při studiu primární sukcese na písčitém substrátu Borgegard (1990), De Kovel et al. (2000) a na jílovité půdě Frouz et al. (2001). Naopak nezaznamenal ho Bossuyt et al. (2003) na vápnitém, ale živinově chudém substrátu a Frouz et al. (2001) na písčitém a kyselém substrátu a Řehouňková (2006) dokonce pozorovala jeho růst během primární sukcese v opuštěných pískovnách. Řehouňková (2006) navíc shledala významný vliv pH v primární sukcesi. Nízké i vysoké pH snižuje druhovou diverzitu a zpomaluje sukcesi (Řehouňková a Prach 2006a), protože kyselé a silně alkalické půdy hostí méně druhů než neutrální a lehce alkalické (Ellenberg

1988). To, že kyselé půdy mohou být překážkou nahrazování druhů, a tak zpomalovat sukcesí navrhuje i Prach a Pyšek (2007). pH je totiž spojeno s dostupností živin, zvláště fosforu, který je při nízkém pH vázán hydroxidy hliníku a železa (Walker a del Moral 2003). Tento jev pozoroval i Borgegard (1990) na vývoji půd v písčovnách, kde bylo pH a množství fosforu vzájemně závislé. Navíc volné vodíkové ionty nahrazují kationty v sorpčním komplexu a ty jsou pak vyluhovány (Walker a del Moral 2003).

Podle reakce půdy, na které rostou, rozlišujeme společenstva acidofilní, neutrofilní a bazofilní. Vztah jednotlivých rostlin k reakci půdy zachycuje nejlépe Ellenbergův indikátor reakce půdy (Ellenberg 1991). Půdy obsahující větší množství sodíku bývají osídleny specializovanou florou a vegetací - halofytními společenstvy, stejně jako hadcové půdy, kde je hlavním iontem v sorpčním komplexu Mg^{2+} a kde jsou specifická společenstva zastoupená především druhy: sleziník nepravý (*Asplenium adnigrum*), trávníčka obecná (*Armeria vulgaris*), podmrška hadcová (*Notholaena marantae*) (Moravec 1994).

2.2.5. Obsah dusíku a uhlíku

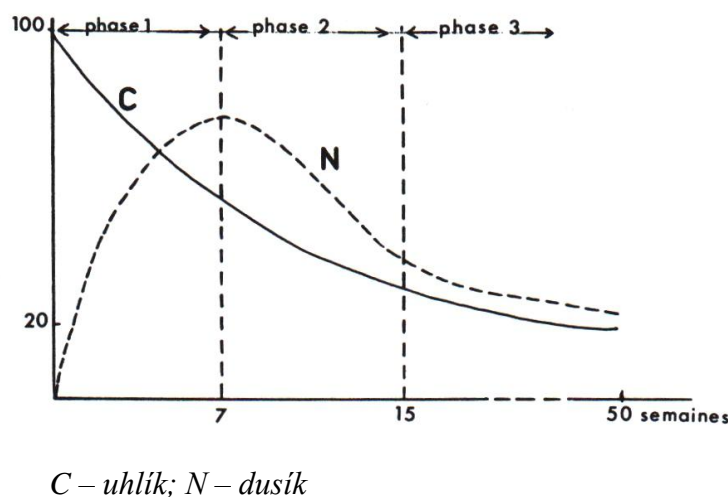
Dusík představuje hlavní složku výživy rostlin. Rostliny ho však mohou přijímat jen v mineralizovaných formách: dusičnanu nebo i amonného kationtu v případě společenstev rostoucích na kyselých půdách, kde je málo nitrifikačních bakterií (viz kap. 2.1.4.). Dusičnany jsou rychle vyplavovány půdní vodou, zatímco amonný kationt je vázán půdními koloidy, a tak se zamezuje jeho ztrátám z ekosystému (Moravec 1994). Oběh dusíku v ekosystému představuje uzavřený cyklus. Rostlinný opad je rozložen abiotickými a biotickými činiteli na amoniak nebo fixován z atmosféry nitrifikačními bakteriemi a pak jimi popř. nitrifikován na dusičnan (viz kap. 2.1.4.). Dusičnany (popř. amoniak) jsou spotřebovány rostlinami, zbylé jsou z půdy rychle vyplaveny (amoniak je vázán v sorpčním komplexu nebo uniká do atmosféry). Rostliny přijatý dusík fixují ve formě bílkovin, které jsou pak při odumření opět rozkládány (Duchaufour 1997). Na lepší zásobování půdy dusičnany jsou vázána nitrofilní společenstva. U nás jsou to hlavně lužní a suťové lesy, paseková lemová a rumištní společenstva (Moravec 1994).

Dostupnost dusíku během primární sukcese často stoupá a je ovlivněna mnoha faktory: obsahem vody, pH (především vlivem na půdní biotu, viz kap. 2.1.4., ale i přímo viz kap. 2.2.4.), kvalitou organického materiálu (některé rostliny obsahují

fenolické látky, které brání uvolnění dusíku z jejich opadu, viz kap. 2.1.4.) aj. Uvolňování dusíku z organického materiálu je určeno rychlostí a objemem mineralizace a nitrifikace (viz kap. 2.1.4.), která během sukcese zůstává stabilní nebo roste s akumulací organického materiálu (Walker a del Moral 2003). Její výrazný nárůst byl pozorován např. Chatterjeem et al. (2009) nebo De Kovelem et al. (2000) při formaci borovicového lesa během sukcese. V některých případech však může akumulace špatně rozložitelného materiálu s vysokým obsahem ligninu mineralizaci dusíku zpomalit (De Kovel et al. 2000, Walker a del Moral 2003).

Množství dostupného dusíku často vyjadřujeme poměrem C/N, který při rozkladu organické hmoty a její přeměny v humus klesá (viz kap. 2.1.4.). Před rozkladem je rostlinná hmota tvořena především uhlíkem. V první fázi dekompozice se mineralizuje právě jen uhlík, proto poměr C/N prudce klesá. Ve druhé fázi dochází k humifikaci, stále se mineralizuje uhlík, ale rychlejší je nyní mineralizace dusíku. Ve třetí fázi se pomalu formují humusové látky a rychlost mineralizace uhlíku i dusíku se vyrovnává a zpomaluje, takže poměr C/N se stabilizuje (viz obr. 2) (Duchaufour 1997).

Obr. 2 Průběh mineralizace uhlíku a dusíku při rozkladu organické hmoty během prvních 50 týdnů



Zdroj: Mary 1987 ex Duchaufour 1997

Během primární sukcese poměr C/N většinou klesá s časem s uchycením prvních druhů, akumulací organického materiálu a jeho dekompozicí (Walker a del Moral 2003, Borgegard 1990). Při změně druhového složení může však někdy dojít k jeho nárůstu vlivem nepříznivých vlastností opadu nově přichozích druhů (Elgersma 1998, Schimel

et al. 1998). Ve studii De Kovel et al. (2000) při formaci borovicového lesa stoupalo množství C i N, s relativně silnějším růstem zásob uhlíku. Tento uhlík je však většinou zadržován ve vegetaci, a proto je jeho obsah v půdě, stejně jako dusíku nižší než u bylinných společenstev (De Kovel et al. 2000). Podle Sperowa (2006) mají navíc travní společenstva vyšší sekvestraci uhlíku než lesní. Rychlost sekvestrace také závisí na věku společenstva: zpočátku je vysoká a postupně klesá (Sperow 2006). Sekvestrace uhlíku je obecně dána produkcí biomasy, jeho návratu do půdy a navázání v půdních agregátech (Shrestha a Lal 2006). Produkce biomasy se zpravidla zvyšuje se stářím společenstva ke konečnému sukcesnímu stadiu, ale stabilizuje se mnohem dříve než druhové složení (Walker a del Moral 2003) a liší se i podle typu vegetace (viz kap. 2.1.4.). Podle Waide et al. (1999) rychlost akumulace biomasy nezávisí ani tak na stupni vývoje společenstva jako na podmínkách stanoviště: teplotě, vlhkosti, dostupnosti živin a typu druhů okupujících stanoviště. Když jsou příznivé podmínky, může se biomasa rychle akumulovat, jak se ekosystém vyvíjí (Waide et al. 1999). Frouz et al. (2001) pozoroval její prudký nárůst ve zkoumaném listnatém lese na výsypkách jílovitého substrátu během prvních 20 – 30 let, pak se její růst zpomalil. Down (1975) sledoval podobný trend na extrémně kyselém uhelném substrátu. Produkce biomasy je také ovlivněna dostupností živin: zmíněného dusíku a dále fosforu. Jediným zdrojem fosforu v půdě je v našich podmínkách zvětrávání hornin, které ho obsahují (Moravec 1994, Walker a del Moral 2003) a jeho dostupnost pro rostliny úzce souvisí s půdní reakcí, jak bylo zmíněno v kap. 2.2.4.

Množství dusíku výrazně ovlivňuje rychlost a směr primární sukcese, jak ukazují výsledky řady studií (např. Borgegard 1990, Prach a Pyšek 1994, Prach a Pyšek 2001, Smit a Ollf 1998). Na mnoha místech primární sukcese se nedostatek dusíku stává limitujícím faktorem, což dokazuje pokusem Borgegard (1990). Ve dva roky staré písčově byla plocha nepokrytá vegetací zúrodněna NPK. O čtyři týdny později byl na této ploše nalezen hustý pokryv kvetoucích rostlin *Senecio viscosus* (starček lepkavý), zatímco na kontrolní ploše nebyla nalezena ani jedna rostlina (Borgegard 1990). Naopak vysoké množství dusíku může bránit uchycení dřevin, protože obvykle podporuje kompetitivní byliny a travní druhy (Prach a Pyšek 1994), což bylo pozorováno i Smitem a Ollfem (1998) na opuštěných polích, kde byla rychlost kolonizace dřevinami pomalejší na bohatší půdě díky vyšší hojnosti víceletých druhů bylin, které vytvoří hustý pokryv a semena dřevin se pak těžko uchytí. Pionýrské dřeviny tento problém nemají, protože se šíří větrem a místo kolonizují zároveň (Smit

a Ollf 1998). Prach a Pyšek (2001) podle dostupnosti živin, hlavně dusíku, rozlišili dvě různé skupiny sukcesních sérií: rudernální a nerudernální. Rudernální série se odehrává na úrodných místech s dostatkem živin a začíná rudernálními jednoletkami následovanými rudernálními dvouletkami a trvalkami. Nerudernální série probíhá na kyselejších a chudších půdách a nerudernální trvalky zde dominují už od počátku sukcese. I podle Schmidt a Brubach (1993) byly travní druhy hojnější na živinově chudších místech, rudernální preferovaly větší obsah živin. Rudernální série se často nachází na místech uprostřed zemědělské a městské krajiny pozměněné člověkem, nerudernální v málo ovlivněné krajině, často zalesněné (Prach a Pyšek 2001). Krajinné faktory tu tedy také hrají nezanedbatelnou roli, těm bude však větší pozornost věnována v kap. 3.1.2.

2.3. Specifika post-těžebních tvarů

V následující podkapitole uvádím některé specifické trendy pedogeneze a v důsledku i sukcese vegetace na plochách po těžbě nerostných surovin. Pro příklad zde uvádím pouze dva typy těžebních tvarů: kamenolomy a výsypky. Na ostatních těžebních tvarech probíhá vývoj buď podle výše popsaného schématu bez výrazných odlišností či se vyznačuje podobnými specifiky jako jeden z útvarů zde uvedených. To se týká např. pískoven, šterkoven, cihelen a jílových lomů. Nebo naopak probíhá natolik odlišně, že by si vyžádal zcela zvláštní popis (rašeliniště, odkaliště).

2.3.1. Kamenolomy

Kamenolomy jsou nejčastějším těžebním antropogenním tvarem v České republice a jsou víceméně rovnoměrně rozmístěny po celém území jako pozůstatky po těžbě celé škály hornin různých vlastností (Tropek et al. 2010). Vývoj půdy a vegetace v opuštěných lomech se tedy může odlišovat v závislosti na vlastnostech matečné horniny, především její zvětratelnosti a chemických vlastnostech (viz kap. 2.1.1.). Druhé složení cílového společenstva je například bohatší na bazických horninách: vápencích a čedičích (Tropek et al. 2010).

Podle způsobu založení lomu rozlišujeme lomy stěnové a jámové. V obou se tvoří specifické mikroklima, často se výrazně lišící od mezoklimatu. Kromě typu lomu závisí mikroklima na jeho rozloze, ploše obnaženého skalního podloží a orientaci vůči

slunečnímu záření. Exponované holé skalní stěny způsobují přehřívání (viz kap. 2.1.2.), naopak vysoké a strmé stěny jámového lomu zamezují přístupu slunečního záření. Ve stěnových lomech se proto nejprve objevují rostliny tolerující extrémní teplotní výkyvy, plné oslunění a vysychavou mělkou půdu (Sádlo a Tichý 2002).

Uchycení rostlin zde může bránit eroze, ale i příliš strmé a kompaktní stěny, které nenabízejí mnoho možností pro uchycení rostlin. Charakter lomové stěny závisí na soudržnosti horniny a technice lámání (Sádlo a Tichý 2002). Soudržnost horniny určuje množství skalních štěrbin ke kolonizaci rostlin i rychlost zvětrávání stěny. Mramorové nebo žulové lomy mívají kompaktní stěny a postrádají pukliny vhodné k pozdějšímu nahromadění jemnozeme a osídlení. Naopak labilní stěny, které snadno zvětrávají a erodují a tvoří suťové osypy, které odnáší materiál včetně semen kolonizujících rostlin ze stěny a pohřbívají plochu pod stěnou, takto také zabraňují vývoji půdy a vegetace (Sádlo a Tichý 2002). Technika lámání rovněž ovlivňuje charakter lomové stěny. Původní technika lámání komorovými odstřely narušovala horninu v místech zlomových ploch a vytvářela nečleněné stěny vysoké až stovky metrů, podobné přirozeným skalním výchozům. Dnes používané clonové odstřely rozdělí lom na etáže po 10-20 m, kde stěny i terasy mají hrubý skalní povrch a jsou méně stabilní (Sádlo a Tichý 2002).

Svým charakterem lomy nabízí mozaiku odlišných stanovišť, na nichž probíhá odlišný vývoj půdy i vegetace. Na osluněných dnech a etážích s mělkou půdou začíná sukcese běžnými jednoletkami jako písečnice douškolistá (*Arenaria serpyllifolia*) a hlediček nejmenší (*Microrrhinum minus*) (srov. kap. 3.2.2.), ve vápencových lomech se zde později mohou tvořit stepní trávníky s nízkými travami: lipnicí úzkolistou (*Poa angustifolia*) a kostřavou žlábkatou (*Festuca rupicola*) a typickými skupinkami růží (*Rosa canina*) či svídy (*Cornus sanguinea*) (Sádlo a Tichý 2002, Tropek et al. 2010), jinde může vývoj směřovat k lesu, se současným nebo mírně opožděným nástupem dřevin po bylinné vegetaci, jak pozoroval Chuman (2006) v granodioritových lomech ve východních Čechách. Na zaplavených spodních etážích se často objevují i mokřadní společenstva s orobincem (Sádlo a Tichý 2002).

Hlubší substráty s vyšším obsahem jílovitých částic, hlavně odvaly jsou kolonizovány rychleji. Vznikají zde nejprve ruderní trávníky s ovsíkem vyvýšeným (*Arrhenatherum elatius*) a podbělem lékařským (*Tussilago farfara*), pak expandují dřeviny: růže šípková (*Rosa canina*), hloh (*Crataegus* sp.), javor babyka (*Acer campestre*), na vlhčích stanovištích bříza bělokorá (*Betula pendula*), jasan ztepilý

(*Fraxinus excelsior*) a topol osika (*Populus tremula*), ale na sušších místech převládnu trávy, např. válečka prapořitá (*Brachypodium pinnatum*) (Tropek et al. 2010). Naopak nejpomaleji probíhá sukcese na lomových stěnách. Podle Novák a Prach (2003) zůstávají raně sukcesní stádia na stěnách asi 10 let pozadu, 11-25 let stará sukcesní stádia mají blízko k těm 4-10 letým na jiných stanovištích a později může být zpoždění dokonce větší. Typ vegetace se liší podle typu lomu. Ve stinných lomech se na těchto stanovištích tvoří mechový porost s kapradinami v puklinách (Chuman 2006), ve slunných lomech se formují společenstva xerofilních travin a bylin s výskytem druhů jako rozchodník bílý (*Sedum album*), kostřava sivá (*Festuca pallens*), pryšec mnohobarvý (*Euphorbia polychroma*). Tato společenstva se mohou tvořit i na skalnatějších etážích s velmi mělkou půdou a na kamenitějších osypech. Na osypech příznivějších vlastností se mohou uchytit i stromy a keře (Sádlo a Tichý 2002, Chuman 2006, Novák 2006). Pohyblivé sutě jsou vlivem extrémních podmínek zarůstány jen velmi chudými společenstvy s dominancí vrbky rozmarýnolisté (*Chamaerion dodonaei*) (Sádlo a Tichý 2002).

2.3.2. Výsyvky a odvaly

Nejrozsáhlejší výsyvky a odvaly v naší krajině jsou z valné většiny pozůstatky po těžbě uhlí a v menší míře i uranu. Tvoří je skrývkový materiál a hlušina, u uhelných výsypek jsou to z velké části terciérní jílové sedimenty, u uranových proterozoické jílovce a pískovce (Chlupáč et al. 2002). Největší ohrožení těchto deponií představuje eroze, zvláště těch z jemnozrnného substrátu (Prach 2010). Zde může navíc docházet i k sesuvům a bahnotokům. Toto nebezpečí je vyšší ponecháním původního hřebenového reliéfu po nasypání (viz obr. 3), který usnadňuje spontánní sukcesí a zvyšuje biodiverzitu (viz obr. 4), ale také napomáhá infiltraci vody do spodních částí útvaru a tak uvedení hmoty do pohybu (Pecharová et al. 2011).

Obr. 3 Hřebenový reliéf výsypek



Vlastní foto: foceno 9. 5. 2012, důl Jiří, Sokolov

Obr. 4 Sukcese na hřebenovém reliéfu

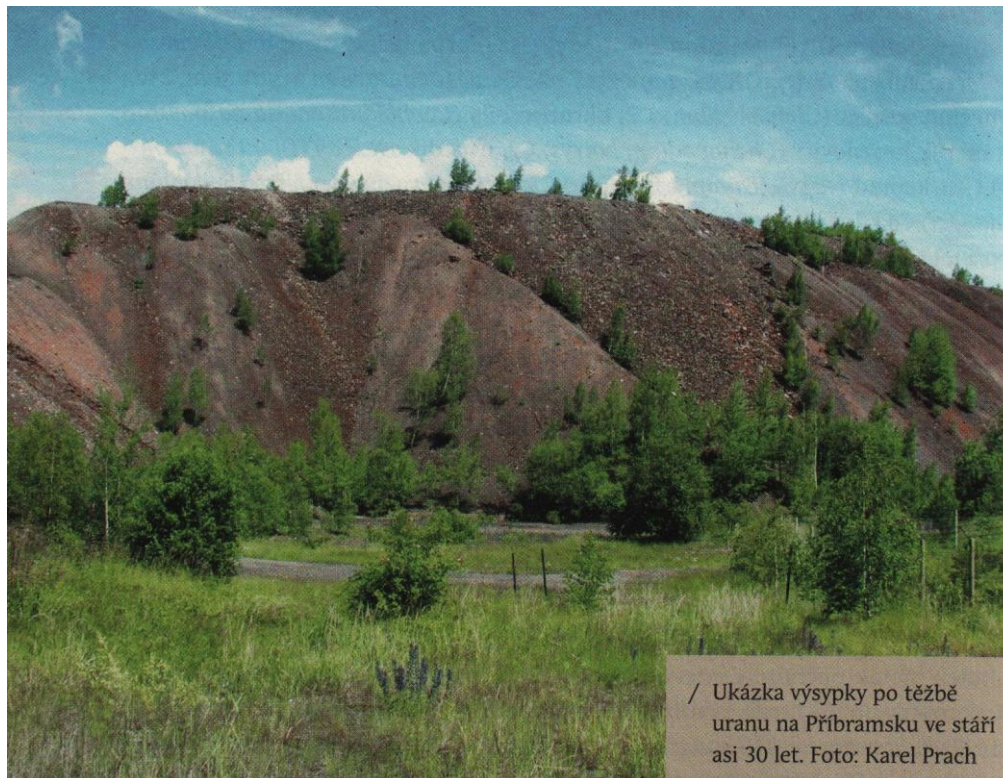


Vlastní foto: foceno 10. 5. 2012, Podkrušnohorská výsypka

Dalším jevem zpomalujícím sukcesi je příliš velká sklonitost svahů. Zvláště na kuželovitých a kamenitých haldách po těžbě uranu na Příbramsku je materiál dosud pohyblivý a i po 20 letech jsou porosty velmi řídké a většinou tvořené břízou bělokorou (*Betula pendula*) (viz obr. 5), na Jáchymovsku se na podobných tvarech v chladnějším

a vlhčím klimatu uplatnil i smrk (*Picea abies*) a porost je tu o něco souvislejší (Prach 2010). Pohyb a eroze svahů by však měly ustát během prvních 45 let (Down 1975a).

Obr. 5 Výsypka po těžbě uranu na Příbramsku



Zdroj: Prach 2010

Výsypky a odvaly tmavé hlušiny silně absorbují sluneční záření, takže na jižních svazích mohou v létě teploty dosahovat až 55°C (viz také kap. 2.1.2.). Vlivem vysoké teploty zde trvá vegetační období po celý rok, příp. s přerušením během nejteplejších měsíců (Koutecká a Koutecký 2006). Sukcese vegetace začíná světlomilnými druhy, pak buď nastupují pionýrské dřeviny bříza bělokorá (*Betula pendula*), topol osika (*Populus tremula*) někdy i trnovník akát (*Robinia pseudacacia*) a během 15 let mohou vytvořit zapojený porost, nebo může dominovat třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*) a blokovat další vývoj (viz kap. 3.2.2.). Třtina křovištní je úspěšnější na zhutnělých substrátech (Koutecká a Koutecký 2006), kde se dřeviny obtížněji uchycují. Další vývoj závisí na blízkosti společenstev s dřevinami pozdějších sukcesních stadií (více viz kap. 3.1.2.), pak se zde můžeme setkat s lípou malolistou (*Tilia cordata*), javorem mléčem (*Acer platanoides*), klenem (*Acer pseudoplatanus*) nebo dubem letním (*Quercus robur*) (Koutecká a Koutecký 2006).

2.4. Shrnutí

Vývoj půdy probíhá za spolupůsobení pěti hlavních půdotvorných činitelů: matečné horniny, klimatu, reliéfu, organismů a času. Klima teplotou a srážkovým režimem ovlivňuje všechny procesy, které v půdě probíhají. Jeho vliv se však uplatňuje i nepřímo prostřednictvím vegetace. Nejdůležitějším pedogenetickým činitelem je však v našich podmínkách půdotvorný substrát - materiál, z něhož půda vzniká. Pro tvorbu půdy je zásadní rychlost jeho zvětrávání, která určuje rychlost tvorby půdy i její fyzikální a chemické vlastnosti, především hloubku a zrnitost. Zrnitost má vliv na tvorbu půdní struktury, která je úzce spjata s pórovitostí, a ta určuje míru vlhkosti a provzdušnění, které mají největší vliv na sukcesi vegetace. Mimo jiné určuje zrnitost spolu s množstvím a typem humusu i výměnnou kapacitu sorpčního komplexu. Svým chemismem ovlivňuje půdotvorný substrát množství živin v půdě a její úrodnost, na kterou má vliv i množství a kvalita organického materiálu, kde je důležitý především obsah a dostupnost dusíku, který je hlavní složkou výživy rostlin. Některé rostliny totiž sice dusík obsahují, ale vlivem fenolických látek v jejich organické hmotě je pro ostatní organismy nedostupný. Organická hmota je půdními mikroorganismy rozkládána na amoniak a popřípadě i nitrifikována nitrifikačními bakteriemi na dusičnan, protože jen rostliny žijící na kyselých půdách, kde je méně bakterií a dominují houby, mohou dusík přijímat ve formě amoniaku přímo nebo prostřednictvím mykorrhizy. Rostliny přijatý dusík opět fixují v organické hmotě ve formě bílkovin a dusík tak prochází uzavřeným cyklem. Podobný koloběh podstupuje i uhlík, který tvoří základ biomasy. Ta je mineralizována mimo jiné na CO_2 , který může být opět navázán rostlinami při fotosyntéze.

Primární sukcese obvykle začíná na neúrodných místech extrémních fyzikálních vlastností, kde se výrazně uplatňuje vliv matečné horniny. Uchycení prvních rostlin a počínající akumulace organického materiálu spojená s tvorbou humusu vede ke zmírnění podmínek prostředí. Rostliny vyrovnávají teplotní výkyvy a vzniklý humus zadržuje v půdě vodu a zásobuje ji živinami a napomáhá zamezení jejich vyplavení. Dochází tedy k vytvoření příznivějšího mikroklimatu, vodního i vzdušného režimu a zvýšení obsahu živin, čímž se půda stává vhodná pro širší spektrum druhů. S diferenciací půdního profilu postupně klesá vliv půdotvorného substrátu na vlastnosti půdy a tak na rostlinná společenstva, až v konečném stadiu sukcese převládne vliv makroklimatu.

3. SUKCESE VEGETACE A FAKTORY JI PODMIŇUJÍCÍ

V předchozí kapitole byl popsán vývoj půdy a jejích vlastností, které jsou klíčové pro sukcesi vegetace, protože půda zásobuje rostliny vodou a živinami, jejichž dostupnost závisí právě na jejích fyzikálních a chemických vlastnostech. Různé druhy rostlin pak mají na půdní vlastnosti jiné nároky. Než však může dojít k vývoji určitého typu vegetace na půdě daných vlastností, druhy musí na místo dorazit, při čemž má hlavní úlohu jejich schopnost šíření, vzdálenost nejbližší populace a kompozice krajiny, o nichž především pojednává tato kapitola. Některé studie (Dovčiak 2005, Řehouňková a Prach 2006b) dokonce prokázaly v primární sukcesi vegetace větší vliv krajinných faktorů (vegetační kryt do 100 m od místa, vegetační kryt do 1 km od místa) než faktorů lokálních (vlastnosti půdy, mikroklima). Dále zde bude nastíněna vzájemná interakce mezi druhy kolonizujícími místo primární sukcese a změna druhového složení pramenící jednak z této interakce a jednak z vyvíjejících se podmínek místa, jak už bylo popsáno v předchozí kapitole.

3.1. Šíření rostlin na plochy primární sukcese

Primární sukcese začíná na místě silné disturbance, kde byl odebrán substrát a s ním i zásoba diaspor (semen a výtrusů) v půdě, která napomáhá druhům v opětné kolonizaci místa po disturbanci při sekundární sukcesi. I pokud však nějaké diaspory na místě setrvají, při výrazné změně prostředí nedokážou vzejít a vyrůst. Proto je sukcese vegetace při primární sukcesi závislá na druzích šířících se zvenčí. To, které druhy se při kolonizaci místa uplatní, závisí na jejich schopnosti se šířit a na okolní krajině: přítomnosti zdrojové populace a krajinných faktorech usnadňujících, nebo ztěžujících šíření.

3.1.1. *Způsoby šíření rostlin*

Základními dvěma způsoby šíření rostlin jsou vegetativní šíření (nepohlavní rozmnožování) a generativní (pohlavní) rozmnožování semeny. Vegetativní rozmnožování se děje pomocí různých částí rostliny, které jsou schopné zakořenit a obnovit chybějící orgány. Nejčastěji probíhá pomocí oddenků, šlahounů (ty časem odumrou a mladá rostlina se oddělí od mateřské), cibulek, oddenkových hlízek,

kořenových hlízek aj. Generativní rozmnožování se zpravidla realizuje pomocí semen, které se šíří různými mechanismy (Kincl a Krpeš 1994, Walker a del Moral 2003).

Vegetativní šíření nemůže probíhat na dlouhé vzdálenosti, proto se uplatňuje při sukcesi na malých plochách nebo podél okrajů plochy primární sukcese. Tímto způsobem se tedy na místo mohou šířit pouze druhy bezprostředně sousedící s osidlovanou plochou (Schmidt a Brubach 1993, Walker a del Moral 2003). Olsson (1987) pozoroval maximální vzdálenost šíření vegetativním způsobem 10 m od zdrojové rostliny, pouze topol osika (*Populus tremula*) se pomocí svých široce rozložených kořenů dokázal rozšířit i na 35 m (Olsson 1987, Walker a del Moral 2003). Tento způsob šíření má však zásadní význam při osidlování stanovišť s extrémně nepříznivými podmínkami, ale i na místech s již hustým vegetačním pokryvem, kde by bylo obtížné uchycení semen (Olsson 1987, Walker a del Moral 2003). Navíc usnadňuje i následný růst na stanovišti, protože mateřská rostlina může dceřinou rostlinu skrze oddenky aj. zásobit vodou a živinami, a tak umožnit její přežití. Příkladem druhu takto kolonizujícího plochy primární sukcese je pýr plazivý (*Agropyron repens*) (Schmidt a Brubach 1993, Walker a del Moral 2003).

Pomocí diaspor se mohou rostliny šířit na krátké, střední i dlouhé vzdálenosti, záleží na vybavenosti semen, ale často také na určitém prvku náhody. Rozlišujeme pasivní šíření, které se děje jinou než biotickou silou (větre, vodou, gravitací) a aktivní šíření, které probíhá buď použitím vlastního mechanismu rostliny, nebo za přispění živočichů (Walker a del Moral 2003). Při šíření abiotickou silou jsou semena šířena na vzdálenost tím delší, čím lépe jsou na toto šíření uzpůsobena. Při šíření větrem (anemochorii) umožňují šíření na delší vzdálenosti různé nadnášecí mechanismy (např. křídélka, chmýr apod.) (Kincl a Krpeš 1994). Roli zde však hraje více faktorů: kromě morfologie semene i velikost, jeho hmotnost, rychlost a směr větru a okolní reliéf a vegetace. S rostoucí hmotností semene nebo vlivem malého rozsahu křidélek roste jeho zatížení, čímž se uspíší přistání a zmenší vzdálenost, kterou může semeno urazit (Augspurger a Franson 1993). Další výhodou při šíření větrem může být velmi malý rozměr diaspor, jaký mají například výtrusy nižších rostlin (Walker a del Moral 2003), druhy se středně velkými semeny, např. lípa srdčitá (*Tilia cordata*), se podle některých pozorování šířily na vzdálenost okolo 15 m (Olsson 1987).

Někdy se uvolňuje celá rostlina a postrkována větrem po zemi uvolňuje semena (Kincl a Krpeš 1994). Semena šířící se vodou (hydrochorie) jsou transportována řekami a oceány i na dlouhé vzdálenosti, ale vždy zůstávají na březích (Walker a del Moral

2003). Některé rostliny se šíří svépomocí (autochorie), většinou explozivním mechanismem. Maximální vzdálenost, na kterou se mohou rozšířit, je dána samotným mechanismem. Průměrná vzdálenost pro mnoho druhů představuje cca 3 m, maximální 10 m (Willson 1993).

Druhy šířící se za přispění obratlovců mohou dosáhnout větší vzdálenosti. Existují dva typy tohoto způsobu šíření: endozoochorie (v zažívacím traktu) a epizoochorie (na těle). Pro přenos na těle nejčastěji savců jsou semena vybavena háčky, ostny či lepkavými žlázami. Některé mokřadní druhy se šíří v blátě, které ulpívá na dolních končetinách brodivých ptáků, častá je i produkce velkých semen, která lákají ptáky, jsou jimi přenášena a i mírně zahrabána do země. V našich podmínkách se takto šíří například dub, který rozšiřuje sojka, či kaštan (Walker a del Moral 2003, Olsson 1987). Výhodou tohoto způsobu je, že po umístění do země se semena dokážou uchytit a vzejít i navzdory již hustému vegetačnímu pokryvu (Olsson 1987).

Dalším aktérem v šíření rostlin je člověk, který záměrně i nezáměrně šíří druhy i mezi kontinenty. Tyto druhy se pak mohou uplatnit při osidlování místa po disturbanci, pokud se nacházejí blízko dané plochy, ať už původně pocházejí odkudkoliv (Walker a del Moral 2003).

Druhy mohou plochu primární sukcese kolonizovat buď difúzním šířením, šířením skokem nebo kombinací obojího. Difúzní šíření od okrajů se uplatňuje především na nepříznivých stanovištích při šíření vegetativním způsobem. Při šíření diasporami je vlastně výsledkem tzv. seed rain („déšť semen“), jehož hustota závisí na vzdálenosti od zdrojové populace či rostliny. U vzdálených a izolovaných míst byla pozorována nižší hustota vegetačního pokryvu (Walker a del Moral 2003, Bossuyt et al. 2003). V malém měřítku je difúzní šíření téměř jen funkcí vzdálenosti, ale při šíření větrem závisí i na směru převládajícího větru. Může nastat pouze, pokud jsou v sousedství druhy schopné místo kolonizovat. Prostředí místa může být zcela odlišné od okolní krajiny nebo extrémních podmínek, pak jsou druhy okolní vegetace často nevhodné ke kolonizaci místa. V takovém případě se musí druhy šířit ze vzdálenějších míst, tzv. skokem. Pouze několik semen však dosáhne daného místa, většina z nich se šíří větrem. Na osidlovaných plochách v důsledku toho vzniká jen velmi řídký pokryv s náhodně rozmístěnými ostrůvky vegetace. Proto se zdá, že nejvhodnější strategií pro kolonizaci nově vzniklých ploch je efektivní šíření pomocí semen a po uchycení prvního semene difúzní šíření, třeba i vegetativním způsobem. Mnoho druhů je proto

schopno dvou způsobů šíření (pomocí semen a vegetativního nebo kombinace šíření s obratlovci a vlastního mechanismu či anemochorie) (Walker a del Moral 2003).

Většina druhů je však uzpůsobena pouze k šíření na krátké vzdálenosti, proto je relativně málo druhů schopných osídlit izolovanější plochy (Walker a del Moral 2003). Rozdíly v kompozici společenstva jsou zde menší než na méně izolovaných místech, což naznačuje pomalejší sukcesi (Bossuyt et al. 2003). Druhy schopné se na místo rozšířit však mohou mít problémy s jeho osídlením vlivem nevhodných podmínek, proto může být plocha kolonizována druhy, které se šíří hůře, ale dorazí na místo dříve, než může být jejich osídlení zabráněno hustým vegetačním pokryvem (Walker a del Moral 2003). Z toho vyplývá, že při sukcesi izolovanějších míst hraje roli více náhodných faktorů a sukcese je tak méně předvídatelná (Bossuyt et al. 2003), stejně tak sukcese vnitřních částí velkých ploch, kam se rostliny obtížně šíří (Walker a del Moral 2003). Pravděpodobnost, že organismus na místo dorazí, je závislá na velikosti a vzdálenosti zdrojové populace (Willson 1993) a schopnosti šíření, kvalitě a množství diaspor. Produkci semen a jejich schopnost šíření ve vztahu k výskytu druhu v krajině zkoumali With a Crist (1995). Pouhá vzdálenost tedy může ovlivnit, které druhy budou místo kolonizovat, proto právě schopnost šíření druhů významně ovlivňuje průběh primární sukcese.

Raná stadia dominují druhy šířící se větrem, zvláště ty se semeny vybavenými nadnášecími mechanismy. Šíření živočichy sice umožňuje rostlinám se rozšířit na delší vzdálenosti, ale na pustých nehostinných plochách primární sukcese nejsou žádné zdroje potravy ani úkryty, které by živočichy lákaly. Druhy šířící se tímto způsobem tedy přicházejí na místo až v pozdějších stadiích, kdy první kolonizátoři začnou živočichům poskytovat možnost úkrytu a potravy (Walker a del Moral 2003).

3.1.2. Vliv kompozice krajiny

Z předchozí kapitoly vyplývá, že přítomnost neporušené vegetace v blízkém okolí plochy primární sukcese má klíčovou roli v rychlosti kolonizace a druhovém složení. V odborné literatuře se soubor druhů regionální a lokální flory založený na ekologické podobnosti, tedy vhodnosti druhu k osídlení daného stanoviště, označuje species pool (Zobel et al. 1998). Pravděpodobnost, že druh kolonizuje danou plochu, je funkcí této ekologické vhodnosti, vzdálenosti od nejbližší populace, produkce semen,

hojnosti, v jaké se druh v okolí vyskytuje, schopnosti šíření, momentální přítomnosti šířícího mechanismu (například dlouhotrvající bezvětří u rostlin šířících se větrem, nebo se nemusí v krajině momentálně vyskytovat živočichové, kteří je šíří), schopnosti klíčení a životnosti semen (Zobel et al. 1998). Momentální přítomnost šířícího mechanismu v době iniciace sukcese může ovlivnit její průběh, jak ukázala Řehounková a Prach (2006a).

Species pool je výsledkem makroklimatu, vegetační historie a historie land-use (Řehounková a Prach 2006a). Jeho vliv na primární sukcesí dokázalo mnoho studií (Borgegard 1990, Prach a Pyšek 2001, Sádlo a Tichý 2002, del Moral et al. 2005, Novák a Konvička 2006, Řehounková a Prach 2006b). Podle Bossuyt et al. (2003) je sukcese zpočátku závislá na omezujících podmínkách prostředí, pak na species pool a jeho vzdálenosti. Vliv zdrojové vegetace se uplatňuje do 100 m od místa (Walker a del Moral 2003, del Moral et al. 2005, Novák a Konvička 2006). Del Moral et al. (2005) zjistili významnou roli vegetace ve vzdálenosti 100 m na Mount St. Helens: ve vzdálenosti větší než 100 m byl pokryv velmi řídký. Novák a Konvička (2006) pozorovali silný vliv vzdálenosti nejbližších xerofilních trávníků v okolí na průběh sukcese v bazaltových lomech. V raných stádiích zde nebyl výrazný rozdíl mezi stanovišti (na všech dominovaly ruderalní jednoleté byliny šířené větrem), s rostoucím věkem se však stále více odlišovala podle vzdálenosti od xerothermních trávníků. Na nejbližších stanovištích se vyskytovaly stepní traviny: pelyněk ladní (*Artemisia campestris*), kostřava žlábkatá (*Festuca rupicola*), později i mezofilní byliny a traviny: jahodník trávnice (*Fragaria viridis*), lipnice úzkolistá (*Poa augustifolia*) a keře: trnka obecná (*Prunus spinosa*), hloh (*Crataegus* sp.). Místa situovaná dále než 100 m jsou dominována vysokými mezofilními travami: ovsík vyvýšený (*Arrhenatherum elatius*) a v pozdějších stádiích mezofilními dřevinami: jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), bříza bělokora (*Betula pendula*) (Novák a Konvička 2006). Sádlo a Tichý (2002) uvádějí příklad vápencového lomu Hády u Brna. Přirozená i polopřirozená stepní vegetace bezprostředně sousedící se stěnou lomu se na tuto stěnu samovolně šířila, mezi kolonizujícími rostlinami byly i některé vzácné druhy: pěchava vápnomilná (*Sesleria albicans*), tařice horská (*Alyssum montanum*), pryšec mnohobarevný (*Euphorbia polychroma*). Prach a Pyšek (2001) pozorovali odlišný sukcesní vývoj na nově vytvořených plochách v zemědělské a industriální krajině a v méně ovlivněné krajině s vyšším podílem lesů. V zemědělské a industriální krajině v raných stádiích dominovaly jednoleté a dvouleté ruderalní druhy: lopuch plstnatý (*Arctium*

tomentosum), bodlák (*Carduus acanthoides*), merlíky (*Chenopodium spp.*) a komonice bílá (*Melilotus alba*), následované ruderalními trvalkami: pelyněk černobýl (*Artemisia vulgaris*), pcháč rolní (*Cirsium arvense*) a kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*). Sukcese v méně pozměněné krajině začíná klonálními vlhkomilnými druhy: svízel bahenní (*Galium palustre*) nebo na sušších místech šťovík menší (*Rumex acetosella*) (Prach a Pyšek 2001). Borgegard (1990) studoval sukcesi v opuštěných pískovnách a rovněž prokázal její závislost na okolní vegetaci, nicméně druhová diverzita byla nižší (Borgegard 1990).

Vliv kompozice krajiny se neuplatňuje pouze prostřednictvím regionálního a lokálního souboru druhů (species pool), ale i prostřednictvím bariér, které omezují šíření semen. Jednu z bariér představuje vzdálenost, další mohou tvořit vodní plochy, hory, nehostinná stanoviště nebo antropogenní díla (Walker a del Moral 2003). Například Jansson et al. (2000) pozoroval po vybudování přehrad snížení druhové diverzity břehových společenstev a zvětšení rozdílů druhového složení v jednotlivých úsecích mezi přehradami, vlivem omezení hydrochorie. Okolní krajina může mít významnou roli i při šíření druhů z prvotního kolonizátora na stanovišti, např. přítomností či nepřítomností vhodných opylovačů (viz kap. 3.2.1.)

3.2. Sukcesní vývoj

3.2.1. Uchycení a růst rostlin

Zatímco vlastnosti šíření a izolace stanoviště určují, které druhy se na místo dostanou, podmínky daného stanoviště rozhodnou, které z nich se uchytí. Většina míst primární sukcese je po dlouhou dobu nehostinná, půda se vyvíjí pomalu. Kvůli nehostinnosti stanoviště se v prvotních stadiích podaří rostlinám uchytit pouze na zlomcích plochy, v tzv. „safe-sites“ – příznivějších místech. „Safe-sites“ vznikají zpočátku působením abiotických sil, např. procesy mrznutí a tání či střídání sucha a vlhka vedou ke vzniku puklin, ve kterých jsou semena chráněna před vysycháním, větrem, velkými teplotními výkyvy, shromažďují se zde živiny a semena zde mohou vyklíčit (Walker a del Moral 2003). První druhy pak napomáhají dalšímu zlepšování poměrů (viz např. kap. 2.1.2. a 2.1.4.) tak, že se místa stávají příznivými pro stále více druhů, což označujeme pojmem *facilitace*.

Aby druh uspěl v kolonizaci stanoviště, musí se začít reprodukovat. Úspěšnému šíření z prvního kolonizátora může bránit mnoho faktorů: kromě stresových podmínek především nepřítomnost opylovačů nebo šířícího mechanismu. Přítomnost opylovačů je závislá na okolí. Pokud je v okolí společenstvo podobného složení a stáří, jsou opylovači společní a sukcese tedy není tímto nijak limitována. Pokud je však místo obklopeno zcela odlišnými společenstvy nebo je vegetace již v pokročilejším stadiu vývoje, může být sukcese zpomalena kvůli nedostatku vhodných opylovačů. V mírném pásu jsou z tohoto důvodu první kolonizátoři (pionýrské druhy) převážně větrosprašné nebo samosprašné a povětšinou jednodomé (Walker a del Moral 2003).

Jednoleté rostliny se musí začít reprodukovat ihned, pokud mají být úspěšné, u víceletých bylin trvá i několik let, než rostlina shromáždí dostatečné rezervy, aby vykvetla, u keřů to může trvat i mnoho let, u stromů ještě déle. Stromy, které se rychle reprodukují, mohou být ve výhodě oproti těm, které dospívají pomalu (Walker a del Moral 2003).

3.2.2. Změna druhového složení

Vlivem měnících se podmínek během sukcese přichází na místo stále více druhů a stále více druhů zde má možnost se uchytit. Toto postupné zlepšování podmínek prostředí se děje především díky působení prvních kolonizátorů a nazýváme ho facilitací, jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole. Facilitace je většinou nepřímá. Probíhá především působením rostlin na půdu a půdní biotu, což bylo již detailně popsáno v kapitole o pedogenezi. Může ji však zajišťovat i samotná rostlina například poskytnutím stinného místa nebo omezením uchycení druhu, který by daný druh blokoval (Walker a del Moral 2003). Facilitace je jednou z forem interakce mezi druhy, i když probíhá většinou nepřímo. Opačným jevem je zamezení uchycení nového druhu již přítomným druhem (inhibice), například hustým pokryvem bránícím uchycení semen, využitím dostupných zdrojů nebo chemickým složením opadu. Zvláště v pozdějších stádiích mohou rostliny stanoviště zastínit, a tím vyloučit světlomilné druhy (Walker a del Moral 2003). Kompetitivní druhy bránící uchycení nově příchozích tak mohou sukcesi dočasně i trvale blokovat. Dobrým příkladem je kompetitivní travina třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*), která tvoří kompaktní pokryv a brání tak uchycování bylin skalních stepí a suchých trávníků (Prach a Pyšek 2001), nebo trnovník

akát (*Robinia pseudacacia*), který svými specifickými vlastnostmi vylučuje ostatní druhy s výjimkou nejodolnějších nitrofytů (Řehouňková a Prach 2008).

Z uvedeného vyplývá, že tyto druhové interakce ovlivňují rychlost změny druhového složení, a proto jsou řídicí silou sukcese: facilitace ji zrychluje, inhibice zpomaluje. Pokud se druhové interakce výrazně neuplatní, pro průběh sukcese jsou rozhodující: čas, kdy druh na plochu dorazil - podle Řehouňkové a Pracha (2006c) pravděpodobnost usídlení druhu na stanovišti s časem klesá od 41 % v iniciálním stadiu k 15 % v pozdním sukcesním stadiu - dále rychlost růstu a věk, kterého se kolonizátoři dožívají. Ke změně druhového složení pak může dojít prostým vyhynutím krátkověkých pionýrských druhů (Walker a del Moral 2003). Pokud průběh sukcese řídí druhové interakce, mělo by docházet ke konvergenci – vývoj by měl na určitém typu stanovišť směřovat k podobnému cílovému společenstvu, i pokud jsou raná stadia odlišná. Pokud převažuje vliv rychlosti růstu a dalších faktorů, je možná i divergence, kdy se podobná raná stadia vyvíjí k odlišným společenstvům (Walker a del Moral 2003).

Sukcesi vegetace a výše popsané střídání druhů můžeme charakterizovat i jako střídání druhů s různou kolonizační a růstovou strategií. Na počátku obvykle dominují R-stratégové (Schmidt a Brubach 1993), což jsou většinou terofyty (jednoleté druhy) s vysokou rychlostí růstu a produkcí semen, ale nízkou konkurenční schopností (Moravec 1994). Příkladem je komonice bílá (*Melilotus alba*). Protože jsou R-stratégové krátkověcí, budou na stanovišti setrvávat pouze tak dlouho, dokud zde budou otevřená místa pro klíčení. Během několika let je jim to však znemožněno hustým vegetačním krytem vytvořeným K-stratégií. Jejich schopnost šíření je sice nízká, ale jsou to vytrvalé konkurenčně silné druhy s velkou tvorbou biomasy. Příkladem je ovsík vyvýšený (*Arrhenatherum elatius*) (Schmidt a Brubach 1990, Moravec 1994). Na méně příznivých místech nebo stanovištích se specifickými podmínkami mohou na začátku dominovat S-stratégové dobře snášející stres (Řehouňková a Prach 2006c). Většina společenstev primární sukcese je ale charakteristická přechodem od krátkověkých k dlouho žijícím druhům (Walker a del Moral 2003).

Sukcese vegetace na místech po těžbě nerostných surovin na našem území probíhá podle popsaného schématu. Podrobně ji popsal Novák (2006) v čedičových lomech Českého Středohoří, Řehouňková a Řehounek (2010) v pískovnách a Sádlo a Tichý (2002) ve vápencových lomech. Iniciální stadia (1-3 roky) tvoří řídká vegetace s jednoletými druhy: písečnicí douškolistou (*Arenaria serpyllifolia*), starčkem obecným

(*Senecio vulgaris*), komonici bílou (*Melilotus alba*), tolicí dětelovou (*Medicago lupulina*) nebo podbělem lékařským (*Tussilago farfara*). V následujícím stadiu se vedle jednoletých a dvouletých druhů objevují i vytrvalé byliny a trávy: lipnice smáčknutá (*Poa compressa*) a na stanovištích s vyšším obsahem jílovitých částic třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*). Po desátém roce se již vytváří zapojená vegetace s dominancí vytrvalých trav a bylin s řebříčkem obecným (*Achillea millefolium*), kostřavami (*Festuca*) a třtinou křovištní (*Calamagrostis epigejos*). Tento typ vegetace Sádlo a Tichý (2002) nazývají rumištní trávníky a udržuje se zhruba do stáří 15 let sukcesního vývoje, na mělkých půdách se poté mění na xerothermní trávníky, na hlubších půdách expandují dřeviny. První se objevují keře, hlavně růže šípková (*Rosa canina*), po dvacátém pátém roce sukcese nastupují stromy bříza bělokorá (*Betula pendula*) a jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*) a nitrofilní byliny, heliofilní druhy ustupují. Po 40 letech je již vyvinuté stromové patro v bazaltových lomech s dominancí břízy a jasanu a keřovým patrem s lískou (*Coryllus avellana*), bylinné patro je zastoupené nitrofilními a mezofilními druhy kuklíkem městským (*Geum urbanum*) a kakostem smrdutým (*Geranium robertianum*). V pískovnách se vyskytuje borovice lesní (*Pinus sylvestris*), bylinné patro pak charakterizuje brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*). Ve vápencových lomech je pozorována dominance javoru babyky a klenu (*Acer campestre*, *Acer pseudoplatanus*) a habru (*Carpinus betulus*), v podrostu jsou nitrofilní plevely, hájové byliny mohou migrovat do bylinného patra až po 30 - 50 letech, pokud se vyskytují v okolí (Novák 2006, Řehouňková a Řehounek 2010, Sádlo a Tichý 2002).

Rozhodujícím obdobím v sukcesním vývoji je prvních patnáct let. Pokud po tuto dobu nedojde k narušení podmínek, je poté již zřejmé, kam bude sukcese směřovat. Během dalších třiceti let se zformují společenstva, která se dále mění již jen málo (Sádlo a Tichý 2002).

3.2.3. Vliv klimatu na průběh sukcesního vývoje

Zjednodušené schéma sukcesního vývoje popsané v předchozí kapitole víceméně odpovídá převažujícím mírně teplým a mírně vlhkým středoevropským podmínkám České republiky. Sukcesní vývoj se však liší v závislosti na mikroklimatu a hydrických podmínkách stanoviště, jak ukázali ve svých studiích Novák a Prach (2003), Řehouňková a Prach (2006b), Řehouňková (2006). Řehouňková (2006) rozlišila čtyři

hlavní sukcesní série v závislosti na hydrických podmínkách: suchá, vlhká, litorální a vodní. Ve vodním společenstvu však během prvních osmi let nebyla pozorována žádná změna druhového složení, po celou dobu zde dominovaly vodní druhy stolítek klasnatý (*Myriophyllum spicatum*), růžkatec ponořený (*Ceratophyllum demersum*). Vodní rostliny a stejně tak mokřadní druhy na litorálních stanovištích se objevují již v prvním roce sukcese pravděpodobně šířeny vodními ptáky z vodních ploch a mokřadů v okolí (Řehouňková 2006). Vývoj vegetace ve třech prvně jmenovaných sériích zachycuje obr. 6.

Obr. 6 Schéma sukcesního vývoje v závislosti na klimatu

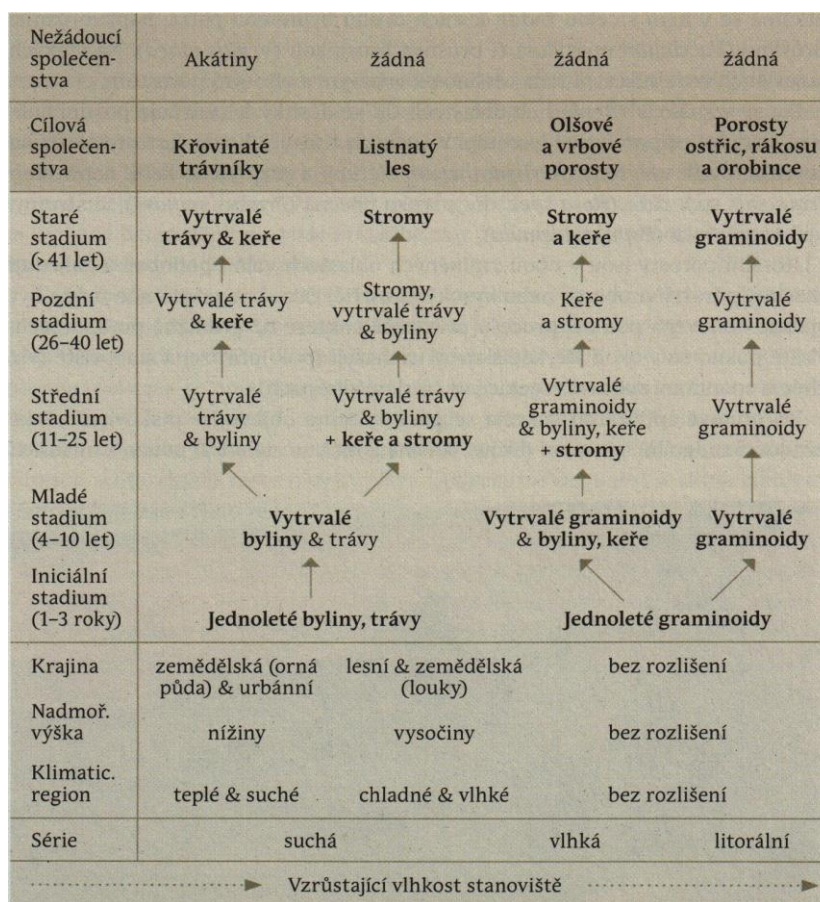


Schéma spontánní sukcese vegetace ve šterkopískovnách ve dvou klimatických regionech České republiky (upraveno podle Řehouňková a Prach 2006, 2008). Zobrazeny jsou tři hlavní sukcesní série: suchá, vlhká a litorální. Série na suchých stanovištích se navíc dělí na dvě subsérie: v nížinách a na vysočinách. Každé sukcesní stadium je charakterizováno převládajícími skupinami rostlinných druhů. Tučně zvýrazněné jsou skupiny, které se v daném stadiu začínou v sukcesi výrazněji uplatňovat. Pro každou sérii jsou zobrazena cílová a nežádoucí společenstva starých stadií.

Zdroj: Řehouňková a Řehounek 2010

Na sezónně zaplavovaných stanovištích směřuje sukcese k rákosinám, na vlhkých stanovištích k olšovým a vrbovým porostům, na mírně vlhkých vrchovinách a pahorkatinách k listnatému lesu a v nejteplejších a nejsušších oblastech směřuje vývoj ke křovinaté stepi (Řehounková a Prach 2006b).

3.3. Shrnutí

Rostliny se na plochu primární sukcese šíří buď vegetativně, nebo pomocí semen a výtrusů. Vegetativní šíření nemůže probíhat na dlouhé vzdálenosti, proto expanduje podél okrajů a na místo se tak mohou šířit pouze druhy z bezprostřední blízkosti. Má však zásadní význam při kolonizaci stanovišť, kde by bylo uchycení semen obtížné (např. vlivem nepříznivých podmínek). Zároveň usnadňuje i následný růst rostliny, protože ji mateřská rostlina může podpořit vodou a živinami. Pomocí diaspor se mohou rostliny šířit na krátké, střední i dlouhé vzdálenosti, záleží na jejich uzpůsobení. Větší vzdálenosti mohou dosáhnout druhy šířící se s obratlovci, ale raná stadia téměř vždy dominují druhy šířící se větrem, protože nehostinné plochy primární sukcese živočichy nelákají. Tyto druhy proto přicházejí na místo až v pozdějších stadiích. Druhy mohou plochu kolonizovat difúzním šířením od okrajů, šířením skokem, pokud nejsou v okolí druhy vhodné k osídlení stanoviště a musí se šířit z větší dálky, nebo kombinací obojího, což se jeví jako nejvhodnější strategie: po uchycení prvního semene dochází k difúznímu šíření z tohoto kolonizátora. Pouhá vzdálenost může ovlivnit, které druhy budou místo kolonizovat, proto právě schopnost šíření druhů významně ovlivňuje průběh primární sukcese, stejně jako přítomnost vegetace v blízkém okolí představující zdroj druhů: species pool. Její vliv se podle mnoha studií uplatňuje do vzdálenosti 100 m. Proto má v primární sukcesi významnou roli kompozice a konfigurace okolní krajiny. Konfigurace zároveň působí i prostřednictvím bariér omezujících šíření semen, ale může hrát roli i při šíření druhů z prvotního kolonizátora na stanovišti skrz přítomnost vhodných opylovačů.

Většina míst primární sukcese je po dlouhou dobu nehostinná, ale s příchodem prvních druhů se poměry zlepšují (tzv. facilitace) a stanoviště se stávají příznivými pro stále více druhů. Některé kompetitivní druhy však mohou místo okupovat a různým způsobem bránit příchodu dalších (třtina křovištní, trnovník akát) a tak blokovat další sukcesní vývoj. Druhovité interakce tedy takto řídí sukcesi skrz ovlivnění rychlosti změny druhového složení: facilitace ji zrychluje, inhibice zpomaluje.

Během sukcese se mění i růstové formy, které se zároveň liší i podle typu sukcese, a střídají se druhy s různou kolonizační a růstovou strategií. Na počátku obvykle dominují R-stratégové s vysokou rychlostí růstu a produkcí semen, ale nízkou konkurenční schopností. Během několika let jsou potlačeni K-stratégy, vytrvalými konkurenčně silnými druhy s velkou tvorbou biomasy. Většina společenstev primární sukcese je takto charakteristická přechodem od krátkověkých k dlouhověkým druhům.

4. VYMEZENÍ A CHARAKTERISTIKA STUDOVANÉHO ÚZEMÍ

Cílem mého výzkumu je zhodnotit průběh sukcese půdy a vegetace ve dvou lomech lišících se půdotvorným substrátem, ale nacházejících se ve shodné krajině s obdobnou zásobou druhů. Půdotvorným substrátem prvního lomu je silicit (bulizník), v části druhého lomu se také nachází bulizník, ale větší část je tvořena sedimenty až lehce přeměněnými metamorfity: droby, prachovci, kontaktními rohovci a břidlicemi.

Bulizníky jsou většinou silně diageneticky přeměněné křemité sedimenty s 95% obsahem SiO_2 (Stejskal 1946), ve studovaném území se však jejich vznik dává do souvislosti s vulkanismem. Pravděpodobně zde vznikly vysrážením gelů kyseliny křemičité z hydrotermálních roztoků (Chlupáč et al. 2002). Protože jsou tvořeny převážně křemenem, velmi obtížně zvětrávají a vzhledem k nedostatku živin jsou půdy na nich vzniklé neúrodné (Stejskal 1946). Zmíněné sedimenty a metamorfity by měly zvětrávat snáze a v důsledku toho tvořit hlubší a úrodnější půdy (Stejskal 1946). Bližší určení jejich chemických vlastností je nesnadné, protože závisí na složení jednotlivých zrn, nicméně by měly být bohatší na živiny než bulizník (Stejskal 1946, Štelcl a Vávra 2009).

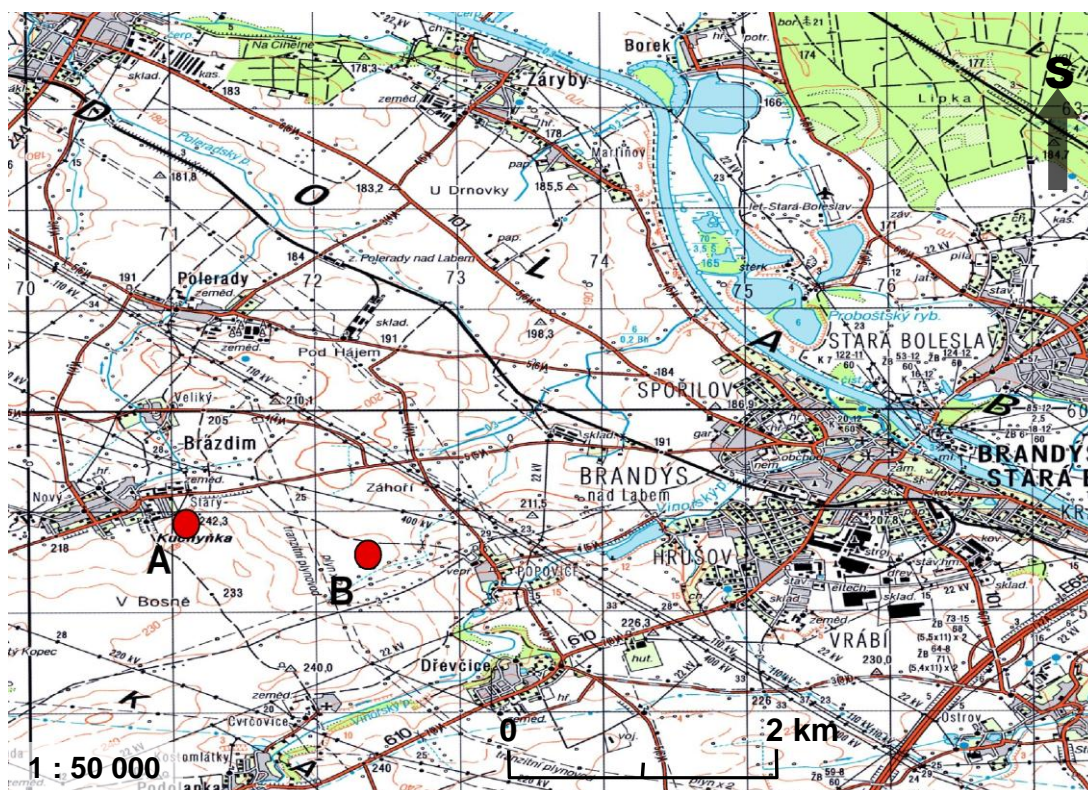
V obou kamenolomech skončila těžba ve 40. letech 20. století a od té doby zde neprobíhaly žádné významné zásahy. Pozvolný nástup sukcese a zarůstání je vidět na porovnání leteckých snímků z roku 1953 (viz příloha 1 a 3), kde se oba lomy jeví z větší části nezarostlé, a z roku 2010 (viz příloha 2 a 4), kde je již patrný povětšinou souvislý vegetační pokryv.

4.1. Charakteristika studovaného území

Obě studované lokality se nachází ve Středolabské tabuli, přibližně čtyři kilometry západně od Brandýsa nad Labem (viz obr. 7), v klimatickém regionu T2 – teplý a suchý podle Quitta, v oblasti převažujících černozemí na spraších (ms.vumop.cz), v intenzivně obhospodařované zemědělské krajině. Původní vegetaci zde byly podle Geobotanické mapy dubo-habrové háje (mapmaker.nature.cz).

Obr. 7 Lokalizace studovaného území

A – lom Kuchyňka u Brázdimi; B – lom Popovice u Brandýsa nad Labem



Zdroj: upraveno podle geoportal.gov.cz

První lokalitou (A) je bývalý bulžnickový lom na vrchu Kuchyňka u Brázdimi, dnes chráněn jako přírodní památka (vyhlášena 1997) s cílem zachování geologického, paleontologického a archeologického naleziště (ve starších čtvrtohorách zde sídlil člověk aurignacienský) i flory a fauny (stanoviště stepních druhů) (Brandýs nad Labem – Stará Boleslav 2011).

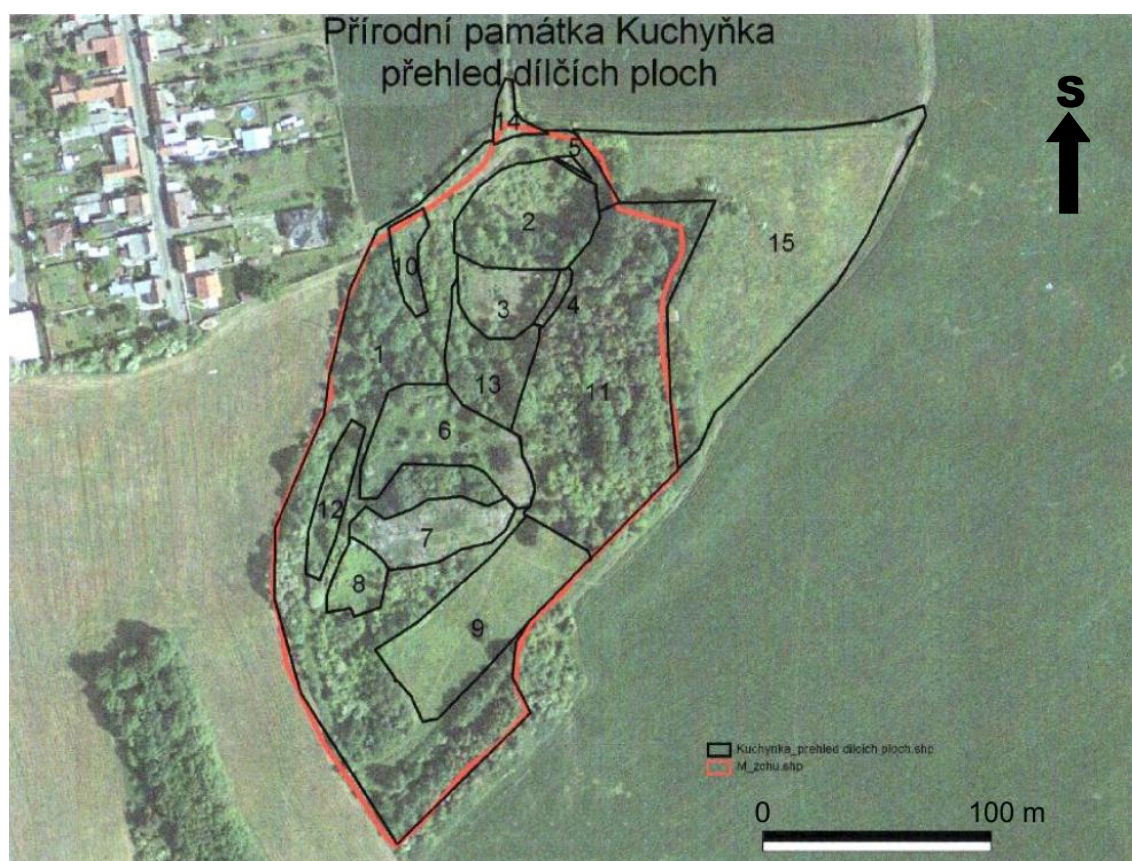
Druhou lokalitou (B) je opuštěný částečně zatopený lom Popovice. Zde se rovněž těžil bulžník, nicméně poměrně mocné nadloží tvoří proterozoické břidlice, droby, prachovce až kontaktní rohovce (Mašek 1994, Vondra 1971) (viz příloha 9). Bulžník vystupuje ve stěně za jezírkem, zbytek části odkryté až na bulžnickovou vrstvu je dnes zatopen. Výzkum probíhal v části, kde nebylo nadloží skryto až k této vrstvě a matečnou horninu zde tedy představují především prachovce a kontaktní rohovce, protože břidlice se nacházejí ještě výše v nadloží.

4.1.1. Lom Kuchyňka u Brázdimi

Buližníkový výchoz byl vyvýšeninou již v druhohorách a při transgresi mělkého druhohorního moře se stal přechodně ostrovem, proto se zde nacházejí zkameněliny mořských živočichů (Kumpan 2008) a dutiny jsou vyplněny křídovým materiálem, který se místy vyskytuje i v nadloží (Vondra 1971). Buližníkový kamýk tvoří výraznou krajinou dominantu vystupující z pánve pokryté spraší (viz příloha 9). Křídové sedimenty v nadloží místy smísené se spraší umožnily vznik hnědozemě (viz příloha 5). Vrcholovou partii pokrývají společenstva xerothermních a subxerothermních trávníků s výskytem vzácného pryskyřníku ilyrského (*Ranunculus illyricus*) (Karlík a Větvička 2006). Tato společenstva však vyžadují managementové zásahy, aby se bezlesí udrželo. Proto zde probíhá seč a redukce dřevin. V minulosti byla tato plocha využívána pro pastvu (Karlík a Větvička 2006). Lokalita také tvoří významné biocentrum v jinak intenzivně využívané zemědělské krajině. Ze vzácnějších živočichů se zde vyskytují např. otakárek fenyklový (*Papilio machaon*), slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*), dudek chocholatý (*Upupa epops*) (Karlík a Větvička 2006).

Těžbou byly vytvořeny četné jámy, odstraněn materiál v nadloží a na povrch tak vystaven obtížně zvětratelný buližník. Největší lom se nachází na severním úpatí vrchu Kuchyňka. Dno je zčásti pokryté navážkou a zarostlé křovinami (viz příloha 8). V jižní části je horní etáž s velmi mělkou půdou a jí odpovídajícím typem vegetace (viz příloha 6 a 7) s dominancí mechů a suchomilných rostlin: např. jestřábník chlupáček (*Hieracium pilosella*), nebo rozchodník ostrý (*Sedum acre*). Nad horním okrajem lomu byl v 70. letech vysázen remíz nevhodné druhové skladby: dub červený (*Quercus rubra*) a borovice lesní (*Pinus silvestris*). Menší jámy a lomové stěny se nacházejí v západním a jihozápadním svahu. Většina lokality je zarostlá keřovou vegetací s třešní ptačí (*Prunus avium*), ale vyskytují se i u nás nepůvodní druhy, především šefík obecný (*Syringa vulgaris*) a ovocné stromy jako např. jabloň (*Malus*), zřejmě rozšířené ze zahrad obce, která s místem těsně sousedí. Rozložení jednotlivých stanovišť ukazuje obr. 8.

Obr. 8 Rozložení jednotlivých stanovišť lomu Kuchyňka



1 – křoviny; 2 – dno lomu; 3 – horní etáž s mělkou půdou; 4 – subxerothermní trávník na horním okraji lomu; 5 – fragment xerothermních společenstev; 6 a 7 – vrcholová partie s xerothermními a subxerothermními trávníky; 8 – mezofilní trávník; 9 – subxerothermní trávník na místě bývalé orné půdy; 10 – subxerothermní trávník; 11 – remíz ze 70. let; 12 – západní lom; 13 – část stromového porostu prosvětlená v r. 2005, 14 – meze na S okraji lokality, 15 – travní porost (bývalé pole)

Zdroj: upraveno podle Karlík a Větvička 2006

4.1.2. Lom Popovice u Brandýsa nad Labem

Lom u Popovic je mnohem méně plošně rozsáhlý než předchozí lokalita. Geologické podloží zde představují především proterotoické droby, prachovce a kontaktní rohovce (Mašek 1994, Toulá 1971), v horní části stěn jsou patrné proterozoické břidlice a ve stěně za jezírkem vystupuje bulžník nacházející se v podloží (Vondra 1971). Dno je z velké části zatopeno a částečně zarostlé orobincem (viz obr. 9). V nezatopené části dna je již zapojený lesní porost s dominancí jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior*) a vrby bílé (*Salix alba*). Horní okraj je lemován keřovou vegetací

s nepůvodními druhy (šeřík, hrušeň, zimolez a další okrasné keře známé z městských parků). Na horní etáži za jezírkem je vegetace rovněž keřová, zde převažuje hloh (*Crataegus sp.*).

Obr. 9 Zatopená část lomu Popovice s bulížníkovou stěnou v pozadí



Vlastní foto: foceno 24. 3. 2012

5. METODIKA

V obou lomech byly v různých typech vegetace (stromový porost, keřová vegetace, subxerothermní trávník, vegetace mělkých půd) vytyčeny plochy 4x4 m, na kterých byly odebrány vzorky svrchního horizontu půdy (0-5cm) a byl vyhotoven seznam zde rostoucích druhů. Celkem byly odebrány tři vzorky z otevřeného dna lomu (vzorky č. 1-3), přičemž bylo dbáno na vyhnutí se navezenému materiálu, tři vzorky ze dna lomu blíže stěny (č. 4-6), po třech vzorcích z horní etáže – otevřeného stanoviště (č. 7-9) a horní etáže od stěny (č. 10-12). Další tři vzorky byly pro porovnání odebrány ze svrchní části nenarušeného půdního profilu nad horním okrajem lomu (č. 13-15) a tři pod stěnou menšího lůmku pod vrcholovou partií, na hranici plochy, kde probíhají managementové zásahy (č. 16-18). V lomu u Popovic bylo odebráno po třech vzorcích z nezatopené části dna lomu (č. B1-B3) a ze dna lomu od stěny v tomto případě tvořené prachovcem a kontaktním rohovcem (č. A1-A3). Čtyři vzorky byly odebrány na horní etáži za jezírkem (č. C1-C4). Mocnosti horizontů stanoveny nebyly, protože zvláště v lokalitě Kuchyňka byla půda silně skeletovitá a rozlišení horizontu A od horizontu C bylo jen stěží možné.

V laboratoři bylo stanoveno pH všech vzorků podle postupu popsáno v textech k praktiku z předmětu Pedologie a ochrana půdy na ČZU. Podle návodu byla půda prosetá na dvoumilimetrovém sítu a tak získána jemnozemě. Následně bylo 20 g této jemnozemě smícháno s 50 ml destilované vody a po odstátí byla za stálého míchání změřena reakce elektrodovým pH metrem, který byl předtím kalibrován pomocí kalibračních roztoků.

Dále byla provedena analýza organického uhlíku u vybraných 24 vzorků. Obsah uhlíku se nezjišťoval u vzorků č. 16-18, kde je možné antropogenní ovlivnění a u jednoho ze vzorků z horní etáže lomu Popovice (č. C4), kde byly původně odebrány 4. Opět byl použit postup z již zmíněných materiálů. Půda byla prosetá na 0,25 mm, aby se odstranil nerozložený organický materiál, a odvážený vzorek o hmotnosti 5 g (text doporučuje i 10 g, ale takové množství nebylo k dispozici, nehledě k tomu, že by se nevešlo do žíhacího kelímku) sušen v sušičce při 105°C po dobu 3 h. Poté byly vzorky umístěny do exikátoru a postupně pečlivě zváženy na laboratorní váze s přesností na 0,00001 g. Následně byly na 4 h umístěny do žíhací pece, spalování probíhalo při teplotě 530°C. Z pece byly opět přendány do exikátoru, aby se zamezilo ovlivnění

vzdušnou vlhkostí, a po vychladnutí opět zváženy na laboratorní váze. Výpočet množství organického uhlíku byl proveden podle vzorce:

$$C = \frac{\text{hmotnost před žiháním} - \text{hmotnost po žihání}}{1,724}$$

Výsledek byl následně přepočten na procentuální podíl hmotnosti půdního vzorku před žiháním.

Pro prokázání odlišného vývoje na rozdílném substrátu byla provedena statistická analýza srovnání středních hodnot pH i obsahu uhlíku obou lokalit, k čemuž byl použit neparametrický Mann-Whitneyův test. Nebylo počítáno se vzorky odebranými z nenarušeného půdního profilu na horním okraji lomu (č. 13-15), které mají sloužit spíše pro orientační srovnání s pravděpodobně původním půdním pokryvem.

Pro porovnání vývoje vegetace na odlišném substrátu bylo kromě kvalitativního zhodnocení výskytu druhů, statistickou metodou testováno, zda se liší pH v různých typech vegetace. K této analýze byl použit vícevýběrový neparametrický Kruskal-Wallisův test. Stejně tak bylo testováno množství uhlíku v závislosti na různém typu vegetačního krytu. Nakonec byla provedena analýza korelace obsahu organického uhlíku s půdním pH pro zjištění, zda půdní reakce není pouze důsledkem akumulace organického materiálu, k čemuž byla použita Pearsonova korelační analýza. Statistické výpočty se realizovaly pomocí softwaru IBM SPSS Statistics.

6. VÝSLEDKY

Celkem byla zjištěna půdní reakce a obsah organického uhlíku pro 28 půdních vzorků (18 v lomu Kuchyňka a 10 v lomu Popovice) (příloha 10) a zaznamenány rostlinné druhy vyskytující se v okolí míst jejich odběru (příloha 11).

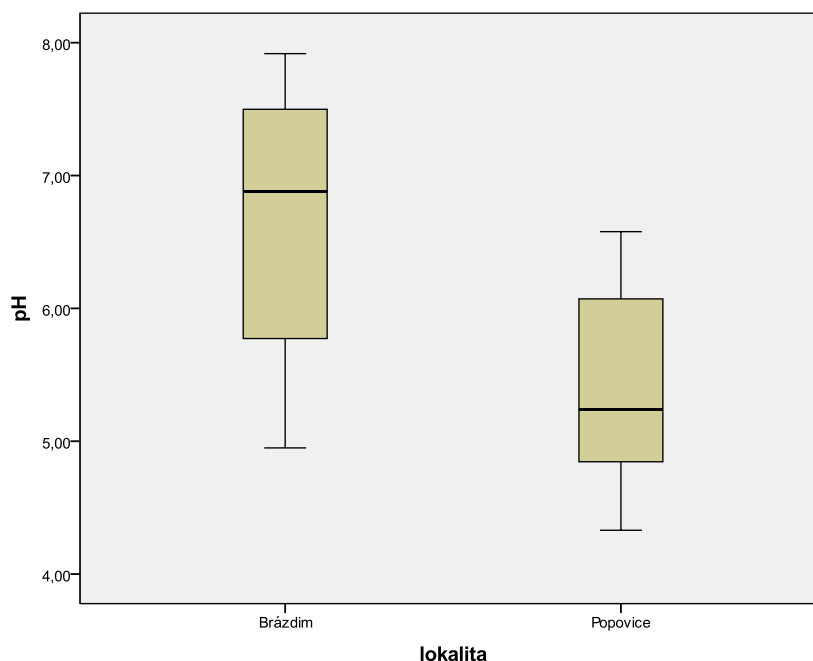
Analýza pH

Tab. 1 Srovnání pH obou lokalit

lokalita	Průměr	N	Sm. odchylka	Median	Maximum	Minimum
Brázdim	6,6396	15	,96576	6,8800	7,92	4,95
Popovice	5,4031	10	,73616	5,2396	6,58	4,33
Celkem	6,1450	25	1,06279	6,0715	7,92	4,33

Kyselejší půdní reakce byla překvapivě zjištěna v lomu u Popovic než v bulžnickovém lomu na vrchu Kuchyňka u Brázdim (viz tab. 1 a obr. 10). Statisticky významný rozdíl pH mezi lokalitami se však nepodařilo prokázat.

Obr. 10 Srovnání pH obou lokalit



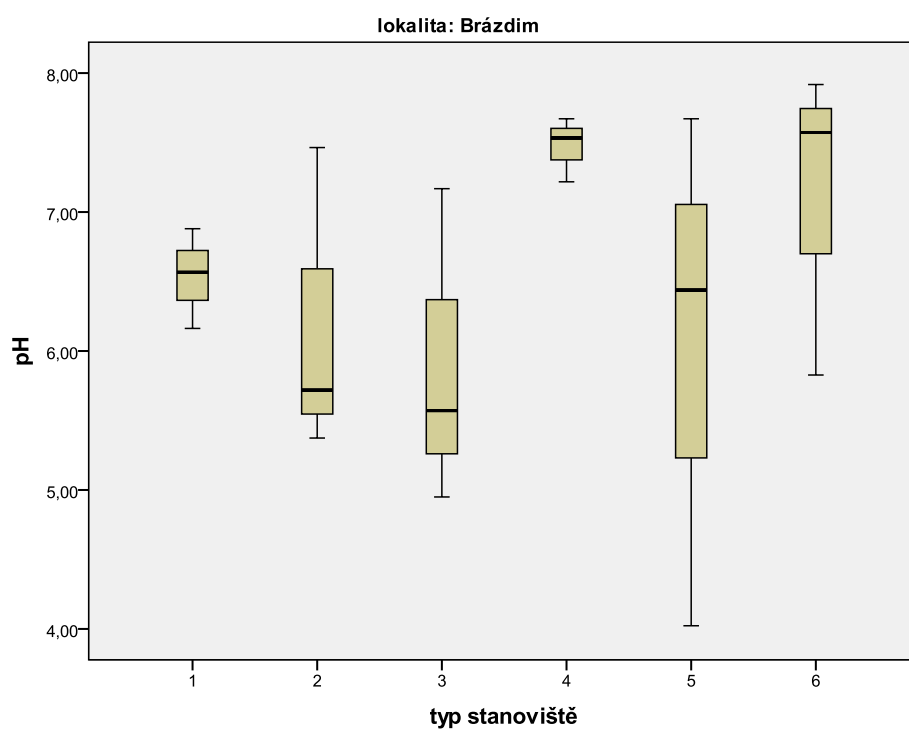
Tab. 2 pH podle lokality a typu stanoviště

lokality	typ stanoviště	Průměr	N	Sm. odchylka	Median	Maximum	Minimum
Brázdim	dno lomu	6,5	3	,35971	6,5668	6,9	6,2
	dno lomu, u stěny	6,2	3	1,12059	5,7188	7,5	5,4
	horní etáž	5,9	3	1,14448	5,5709	7,2	5
	horní etáž, u stěny	7,5	3	,23250	7,5330	7,7	7,2
	jižní lom	7,1	3	1,12059	7,5725	7,9	5,8
	Celkem	6,6	15	,96576	6,8800	7,9	5
Popovice	dno lomu	5,7	3	,71639	6,0715	6,1	4,9
	dno lomu, u stěny	5,3	3	1,17738	4,8455	6,6	4,3
	horní etáž	5,3	4	,50336	5,2396	5,9	4,9
	Celkem	5,4	10	,73616	5,2396	6,6	4,3

Mezi oběma lomy není statisticky významný rozdíl v půdní reakci, odlišnosti jsou pravděpodobně spíše mezi jednotlivými stanovišti uvnitř každého lomu (díky nízkému počtu vzorků však nemohlo být statisticky testováno). Oba lomy vykazují nižší pH v blízkosti lomové stěny než na otevřeném prostranství etáže (viz obr. 11 a 12), s výjimkou horní etáže v lomu u Brázdimi (viz obr. 11) a dále jižního lomu, kde není vyloučené antropogenní ovlivnění. Zároveň mají stanoviště u lomových stěn velké rozpětí hodnot.

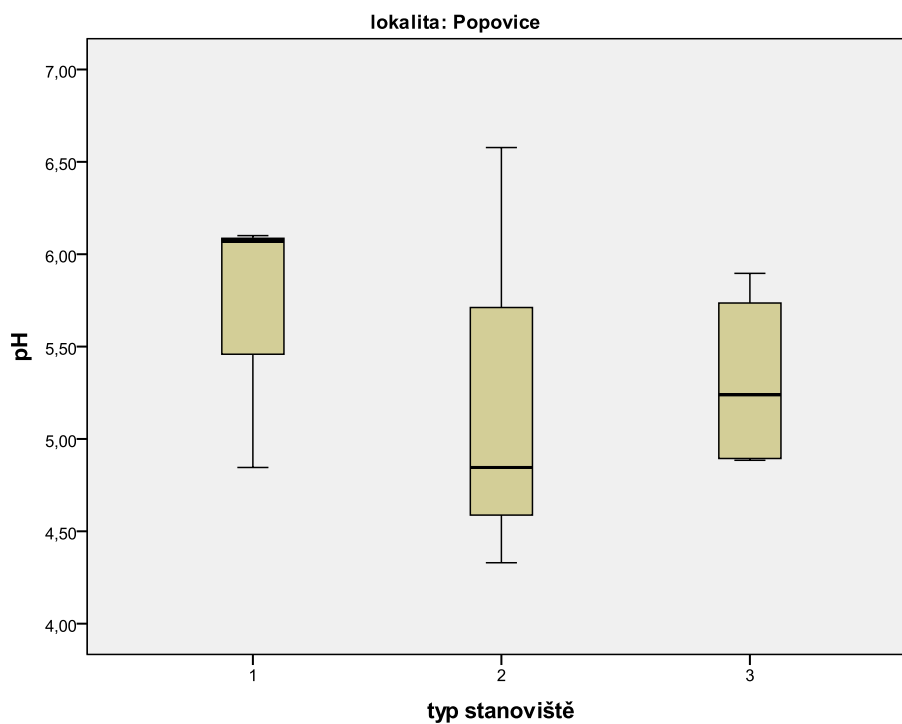
Vyšší hodnota pH na horní etáži pod stěnou, na jejímž horním okraji vystupují v nadloží křídové sedimenty, je nápadná zejména ve srovnání se zbytkem prostranství horní etáže i typově podobných stanovišť pod stěnou v lomu u Brázdimi i v lomu u Popovic, blíží se jí jen poslední typově podobné stanoviště pod stěnou menšího lomu v jižní části svahu vrchu Kuchyňka. Nejnižších hodnot dosahuje velmi mělká a skeletovitá půda na horní etáži v lomu u Brázdimi (viz tab. 2, obr. 11), porostlá nízkou vegetací s dominancí mechů, kostravy žlábkaté (*Festuca rupicola*) a suchomilných acidofilních druhů jako jestřábník chlupáček (*Hieracium pillosella*).

Obr. 11 Srovnání pH na jednotlivých stanovištích v lokalitě Brázdim



1 - dno lomu; 2 - dno lomu, u stěny; 3 - horní etáž; 4 - horní etáž, u stěny; 5 - horní okraj lomu; 6 - jižní lom

Obr. 12 Srovnání pH na jednotlivých stanovištích v lokalitě Popovice



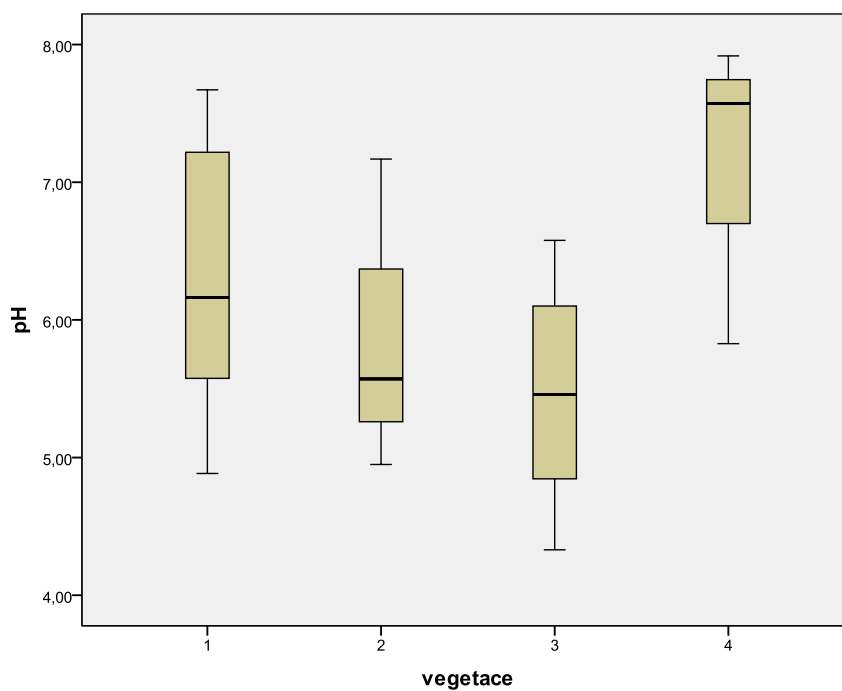
1 - dno lomu; 2 - dno lomu pod stěnou; 3 - horní etáž

Tab. 3 pH podle typu vegetace

typ vegetace	Průměr	N	Sm. odchylka	Median	Maximum	Minimum
keřová	6,3	13	,99415	6,1625	7,7	4,9
stromový porost	5,6	8	1,25030	5,4585	7,7	4,
subxerothermní trávník	6,9	4	,97388	7,0055	7,9	5,8
veg. mělkých půd	5,9	3	1,14448	5,5709	7,1	5
Celkem	6,1	28	1,12256	6,0861	7,9	4

Závislost pH na typu vegetace se nepodařilo prokázat, nicméně výsledek popisné statistiky naznačuje, že v průběhu sukcese dochází k poklesu pH a vyplavování bazických kationtů, jak ukazuje nízká hodnota pH u stromového porostu (viz tab. 3 a obr. 13).

Obr. 13 Srovnání pH v závislosti na různém typu vegetačního krytu



1 – keřová; 2 – vegetace mělkých půd; 3 - stromový porost; 4 – subxerothermní trávník

Obsah organického uhlíku

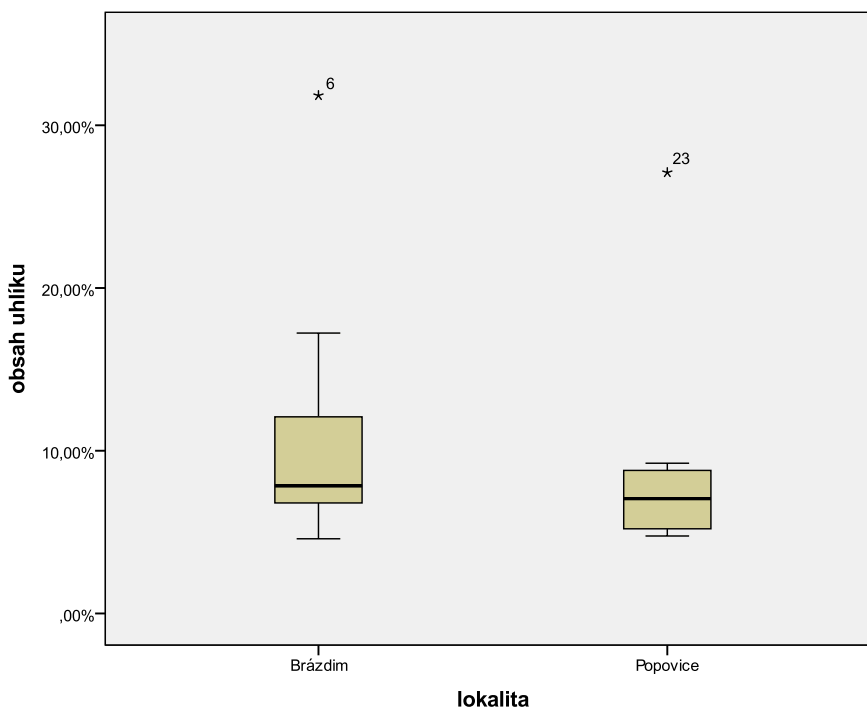
Při analýze obsahu organického uhlíku byly zjištěny velmi vysoké hodnoty (viz příloha 10).

Tab. 4 Srovnání obsahu organického uhlíku v půdě obou lokalit

lokalita	Průměr	N	Sm. odchylka	Median	Maximum	Minimum
Brázdim	10,74%	15	6,97629%	7,8432%	31,83%	4,59%
Popovice	8,96%	9	6,98998%	7,0523%	27,09%	4,76%
Celkem	10,07%	24	6,88420%	7,6947%	31,83%	4,59%

Větší množství organického uhlíku v půdě a tedy půda bohatší na humus byla zjištěna v lomu Kuchyňka u Brázdimí (viz tab. 4), nicméně statisticky významný rozdíl se nepodařilo prokázat. Větší rozsah hodnot má rovněž lom Kuchyňka (viz obr. 14), který je diverzifikovanější, co se týče typů stanovišť a vegetace.

Obr. 14 Srovnání množství organického uhlíku v půdě obou lokalit

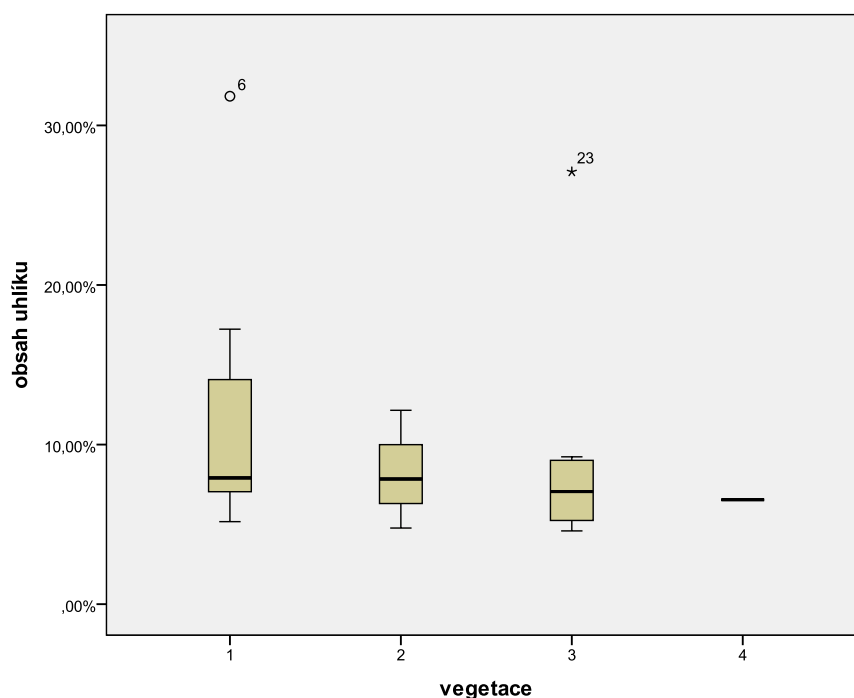


Analýza množství humusu v půdě v závislosti na různém vegetačním krytu neprokázala statisticky významný rozdíl a tedy žádnou statisticky významnou závislost. Nejvyšší množství humusu v půdě je pod keřovou vegetací, která je velmi hustá a nejspíše proto produkuje nejvíce organické hmoty. Nejméně humusu bylo shledáno u málo produktivní nízké vegetace mělkých půd (viz tab. 5 a obr. 15).

Tab. 5 Srovnání obsahu organického uhlíku v půdě pod různým vegetačním krytem

typ vegetace	Průměr	N	Sm. odchylka	Median	Maximum	Minimum
keřová	11,35%	12	7,58213%	7,9086%	31,83%	5,17%
stromový porost	9,29%	8	7,39940%	7,0500%	27,09%	4,59%
subxerothermní trávník	6,54%	1	.%	6,5407%	6,54%	6,54%
veg. mělkých půd	8,25%	3	3,70636%	7,8432%	12,15%	4,77%
Celkem	10,07%	24	6,88420%	7,6947%	31,83%	4,59%

Obr. 15 Srovnání množství organického uhlíku v půdě podle typu vegetace



1 – keřová; 2 – vegetace mělkých půd; 3 - stromový porost;
4 – subxerothermní trávník

Poslední analýzou bylo zhodnocení vztahu mezi pH a množstvím humusu v půdě. Korelace těchto dvou proměnných nebyla průkazná.

Charakteristika vegetace

Vegetace obou lokalit se na první pohled lišila především existencí stromového porostu s jasanem ztepilým (*Fraxinus excelsior*), vrbou bílou (*Salix alba*), ale i třešní ptačí (*Prunus avium*) a trnovníkem akátem (*Robinia pseudoacacia*) na dně popovického lomu, zatímco u Brázdimi bylo dno porostlé keřovou vegetací s dominancí růže šípkové (*Rosa canina*), svídy krvavé (*Cornus sanguinea*), třešně ptačí (*Prunus avium*), hlohu (*Crataegus* sp.) a ptačího zobu obecného (*Ligustrum vulgare*) s osamělými jedinci topolu osiky (*Populus tremula*). V podrostu lomu Kuchyňka se vyskytují ruderalní druhy jako svízel povázka (*Galium mollugo*), kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*), třezalka tečkovaná (*Hypericum perforatum*). Dále zde byly na okraji blíže obci nalezeny šeršiky (*Syringa vulgaris*), dřevník obecný (*Berberis vulgaris*) a množství nepůvodních rostlin, evidentně rozšířených z těsně přiléhajících zahrad obce. Podobná vegetace se v popovickém lomu nacházela na horní etáži za jezírkem. Zde se teplomilné druhy vyskytovaly spíše ojediněle (ale byly zaznamenáni jedinci růže šípkové a svídy krvavé), dominoval hloh (*Crataegus* sp.) a bez černý (*Sambucus nigra*). Ojedinělé stromy jsou reprezentovány habrem obecným (*Carpinus betulum*) a jeřábem ptačím (*Sorbus aucuparia*). V podrostu najdeme opět svízel povázku (*Galium mollugo*), dále ostružník maliník (*Rubus Idaeus*), hluchavku bílou (*Lamium album*), ale na jedné kontrolní ploše i kostřavu žlábkatou (*Festuca rupicola*). V podrostu stromového porostu na dně tohoto lomu se vyskytují i vlhkomilné druhy: sadec konopáč (*Eupatorium cannabinum*), karbinec evropský (*Lycopus europaeus*), vrba bílá (*Salix alba*), dominuje mu však loubinec pětistý (*Parthenocissus quinquefolia*), keřové patro tvoří bez černý (*Sambucus nigra*). Horní okraje lemuje hustá vegetace s velkým podílem nepůvodních druhů: vedle lípy malolisté (*Tilia cordata*) zde roste šeršik obecný (*Syringa vulgaris*), hrušeň (*Pyrus*), zimolez tatarský (*Lonicera tatarica*) a další okrasné keře vysazované na sídlištích. Specifickým stanovištěm je horní etáž lomu Kuchyňka, kde spolu těsně sousedí nízká vegetace mělkých půd s ploníkem (*Polytrichum*), nižšími stromky břízy bělokoré (*Betula pendula*) a suchomilnými živinově nenáročnými druhy: jestřábník chlupáček (*Hieracium pilosella*), rozchodník ostrý (*Sedum acre*), kostřava žlábkatá (*Festuca rupicola*), pryšec chvojka (*Euphorbia cyparissias*) a keřová vegetace s živinově náročnější svídou krvavou (*Cornus sanguinea*), růží šípkovou (*Rosa canina*), třešní ptačí (*Prunus avium*) a jahodníkem trávnicí (*Fragaria viridis*) v podrostu. Tento jev zachycuje i obr. 16.

Obr. 16 Vegetace mělkých a chudých půd sousedící s živinově bohatými křovinami



Vlastní foto: foceno 8. 5. 2012

Nad lomem, kde se zachovala nenarušená půda, byl v 70. letech vysázen remíz borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a dubu červeného (*Quercus rubra*). V podrostu borovicového hájku dnes najdeme především bez černý (*Sambucus nigra*), ale i hluchavku bílou (*Lamium album*), silenku širokolistou bílou (*Sinele latifolia subs. alba*) a třešeň ptačí (*Prunus avium*), což svědčí o úživném substrátu zmíněných křídových sedimentů a spraše. Podrost dubu je však velmi chudý, najdeme zde pouze mladé jedince jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior*), což v kombinaci s faktem, že zde byla naměřena vůbec nejnižší hodnota pH (4) nasvědčuje tomu, že zde zřejmě onen nadložní materiál chybí a nízké pH způsobené buližnickovým substrátem je ještě snižováno kyselým dubovým opadem. Nebylo pozorováno, že by se tyto dva druhy šířily mimo oblast, kde byly původně vysazeny.

Posledním zkoumaným stanovištěm je okolí stěny menšího lůmku v jižním svahu vrchu Kuchyňka, kousek pod vrcholovou partií, kde probíhají managementové zásahy pro udržení bezlesí s xerothermními trávničky. Zde subxerothermní trávník dominovaný třtinou křovištní (*Calamagrostis epigejos*) pozvolna zarůstá ostružníkem křovitým (*Rubus fruticosus*) a hlohem (*Crataegus sp.*), vyskytují se i mladé duby letní (*Quercus robur*) a javory (*Acer platanoides*) (viz obr. 17).

Obr. 17 Zarůstající subxerothermní trávník u stěny jižního lomu



Vlastní foto: foceno 8. 5. 2012

7. DISKUZE

Významný rozdíl vývoje půdy a vegetace v závislosti na odlišném substrátu se nepodařilo prokázat, nicméně i tak si výsledné hodnoty zaslouží pozornost. Proti očekávání bylo v buližníkovém lomu Kuchyňka zjištěno vyšší půdní pH než v lomu Popovice, kde tvoří matečnou horninu především prachovce a břidlice. Možnost, že by bylo nižší pH způsobeno akumulací organického materiálu v průběhu sukcesního vývoje (Walker a del Moral 2003), jakou pozorovali např. Borgegard (1990) a De Kovel et al. (2000), a lom Popovice by byl díky příznivějšímu substrátu v pokročilejším stadiu vývoje, čemuž by napovídal především typ převládající vegetace stromového porostu oproti keřové vegetaci v lomu Kuchyňka, můžeme vyloučit, protože v lomu Popovice bylo zjištěno nižší množství humusu v půdě a v analýze závislosti pH nekorelovalo s obsahem uhlíku.

Pravděpodobně je velká část lomu Kuchyňka ovlivněna substrátem s obsahem karbonátů nalézajícím se v nadloží nad horním okrajem lomu. Popovický lom se sice také nachází v oblasti spraší, díky konfiguraci reliéfu jimi však nemohl být zasažen. O ovlivnění nadloží svědčí zvláště nejvyšší hodnota pH (7,5) stanoviště nalézajícího se mu nejblíže a výskyt některých druhů typických pro bazické substráty jako dřítěál obecný (*Berberis vulgaris*). Část dna lomu, která nemohla být materiálem v nadloží ovlivněna, protože se nalézá pod horní etáží, kde nebyl tento vliv pozorován, (vzorky č. 2,5,6) vykazuje skutečně spíše nižší hodnoty pH (viz příloha 10), až na vzorek 2, kde je možné nějaké náhodné ovlivnění, např. přítomným odpadem. Na horní etáži lomu Kuchyňka tedy můžeme skutečně sledovat odlišný vývoj půdy i vegetace v závislosti na substrátu, i když ho není možné prokázat kvůli nedostatečnému počtu vzorků z obou stanovišť. Na volném prostranství etáže tvoří půdotvorný substrát pouze buližník, v důsledku čehož se zde tvoří mělká a kyselá půda (pH 5,9), jaká obvykle na těchto horninách vzniká (Stejskal 1946), porostlá nízkou acidofilní vegetací, zatímco při stěně se pod vlivem nadloží s obsahem karbonátů nad lomem tvoří rovněž na buližníku půda živinově bohatší (pH 7,5) a vyrůstá zde keřová vegetace s třešní ptačí (*Prunus avium*) a růží šípkovou (*Rosa canina*). Z uvedeného vyplývá, že sukcesní vývoj post-těžebních tvarů podstatně ovlivňuje jejich okolí, a to nejen prostřednictvím okolní vegetace, jak dokázali např. Novák a Konvička (2006) a Řehouňková a Prach (2006b), ale i horninového prostředí. Vliv okolní vegetace byl ve studovaném území zaznamenán

především šířením druhů z těsně přiléhajících zahrad, v izolovaném lomu Popovice je jejich přítomnost hůře vysvětlitelná. Na plochy primární sukcese se naopak nešíří druhy vysazené nad horním okrajem lomu Kuchyňka v 70. letech (borovice lesní, dub červený), zřejmě mají v živinově bohatším prostředí silnější konkurenty (Ellenberg 1988).

Při analýze obsahu organického uhlíku v půdě byly naměřeny velmi vysoké hodnoty. Za reálné lze považovat možná právě jen ty nejvyšší (vzorky č. 6 a B2), protože tato půda byla již na první pohled tvořena převážně zrašeliněným organickým materiálem. Ostatní hodnoty pokládám za nepravděpodobné. Domnívám se, že v půdě zřejmě zůstala po vysušení nějaká vlhkost, která ovlivnila výsledek. Nicméně věřím, že ačkoli nemohou být výsledky použity k určení přesného obsahu organického uhlíku v půdě, ani ke srovnání s jinou lokalitou či jiným měřením, porovnání vzorků navzájem může přinést platné závěry, protože vzorky byly sušeny společně a po stejnou dobu a obsah vody v půdě je v neposlední řadě závislý právě na množství humusu (Smolík 1957, Brandschaw a Chadwick 1980). Vyšší obsah organického uhlíku v půdě byl zjištěn v lomu Kuchyňka, což může být výsledkem převažujícího typu keřové vegetace a subxerothermních trávníků oproti stromovému porostu popovického lomu, protože v lesních společenstvech se sice akumuluje více organického uhlíku, nicméně je však většinou zadržován ve vegetaci (De Kovel et al. 2000) a podle Sperowa (2006) mají vyšší sekvestraci uhlíku travní společenstva než lesní. Ve větší části lomu Kuchyňka může být navíc rozklad organického materiálu podpořen přítomností vápníku (Sádlo a Tichý 2002), který tam je transportován z okolí lomu.

Sukcese vegetace v lomu Kuchyňka se, pomineme-li horní etáž, blíží spíše té pozorované ve vápencových lomech v teplém a sušším klimatu: traviny a křoviny s dominancí růže šípkové (*Rosa canina*) a svídy krvavé (*Cornus sanguinea*) (Tropék et al. 2010). Ve většině lomů by již po 40 letech mělo být vyvinuté stromové patro, jak ukázal Novák (2006) nebo Řehounková a Řehounek (2010), a jak je tomu na většině lomu Popovice. Nicméně neprokázal se rozdíl půdního pH pod různým typem vegetace. Možná lze spíše soudit na převládající vliv vlhkosti a hladiny podzemní vody, které byly stanoveny jako hlavní určující faktor například ve studii Řehounkové (2006). Na vlhkém dně popovického lomu se objevují i vlhkomilné druhy jako sadec konopáč (*Eupatorium cannabinum*) a karbinec evropský (*Lycopus europaeus*) a je zde zapojený listnatý porost, zatímco v suchém lomu Kuchyňka dominují keřové trávníky (srov. obr. 6, Řehounková a Řehounek 2010).

8. ZÁVĚR

Odlišný vývoj půdy ve dvou lokalitách s rozdílným půdotvorným substrátem se v této práci neprokázal, ale bylo pozorováno ovlivnění sukcese půdy i vegetace bulžňákového lomu substrátem s obsahem karbonátů nalézajícím se v bezprostředním okolí, který zde na kyselém bulžňákovém substrátu umožnil vznik živinově bohatší půdy zásaditější reakce, ve srovnání s druhou studovanou lokalitou, kde matečnou horninu tvořily prachovce, droby a břidlice. Tím zde umožnil i výskyt některých bazofilních druhů. V bulžňákovém lomu byl zároveň zjištěn i vyšší obsah humusu v půdě, což bude zřejmě výsledkem rychlejší mineralizace ve vápnatějším prostředí (Sádlo a Tichý 2002) i typem vegetace, kterou zde reprezentují křoviny a subxerothermní trávníky, které mají podle některých studií (Sperow 2006) vyšší sekvestraci uhlíku v půdě než stromové porosty a také zde uhlík není v takové míře vázán ve vegetaci (De Kovel et al. 2000) a navrací se do půdy. Tento jev ukazují i výsledky předkládané práce, i když závislost množství organického uhlíku v půdě na typu vegetace se statisticky neprokázala.

Ačkoli se vliv půdotvorného substrátu na vývoj půdy nepodařilo statisticky prokázat kvůli ovlivnění lomu reprezentujícího silicit materiálem v jeho okolí a lokalita nebyla dostatečně velká pro ověření tohoto vlivu, z výsledků můžeme soudit, že půdotvorný substrát má značný vliv na vývoj půdy v primární sukcesi. Souvislost vegetačního typu s půdním pH nebyla prokázána. V určování směru a rychlosti sukcese vegetace, především v zastoupení jednotlivých růstových forem udávajících typ vegetace, byl pozorován spíše vliv vlhkosti v půdě a hloubky hladiny podzemní vody.

Z výsledků této práce vyplývá, že na primární sukcesi má vliv okolní krajina a její konfigurace. A to nejen prostřednictvím zdroje druhů (species pool), které se mohou na plochu rozšířit (v této práci bylo pozorováno šíření zahradních druhů z těsně přiléhající obce), ale i jiných faktorů, jako například v předkládané práci horninovým nadloží, a krajinnou konfigurací umožňující, resp. zabraňující těmto faktorům se na ploše primární sukcese uplatnit.

POUŽITÁ LITERATURA

- AUGSPURGER, C. K., FRANSON, S. E. (1993): Consequences for seed distributions of intra-crop variation in wing-loading of wind-dispersed species. *Vegetatio*, 107/108, s. 121 -132.
- BORGEGARD, S. (1990): Vegetation Development in Abandoned Gravel Pits: Effects of Surrounding Vegetation, Substrate and Regionality. *Journal of Vegetation Science*, 1, s. 675 - 682.
- BOSSUYT, B., HONNAY, O., HERMY, M. (2003): An Island Biogeographical View of the Successional Pathway in Wet Dune Slacks. *Journal of Vegetation Science*, 14, s. 781 - 788.
- BRADSHAW, A.D., CHADWICK, M. J. (1980): *The restoration of Land: The Ecology and reclamation of Derelict and Degraded Land*. University of California Press, Los Angeles, 317 s.
- DE KOVEL, C. G. F., VAN MIERLO, A. (J.) E. M., WILMS, Y. J. O., BERENDSE, F. (2000): Carbon and nitrogen in soil and vegetation at sites differing in successional age. *Plant Ecology*, 149, s. 43 – 50.
- DEL MORAL, R., WOOD, D. M., TITUS, J. H. (2005): Proximity, microsites, and biotic interactions during early succession. In: Dale V. H., Swanson F. J., Crisafulli Ch. M. [eds.]: *Ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens*, s. 93–109, Springer, New York.
- DOVČIAK, M., FRELICH, L. E., REICH, P. B. (2005): Pathways in Old-Field Succession to White Pine: Seed Rain, Shade, and Climate Effects. *Ecological Monographs*, 75, s. 363 – 378.
- DOWN, C. G. (1975a): Soil Development on Colliery Waste Tips in Relation to Age. I. Introduction and Physical Factors. *The Journal of Applied Ecology*, 12, s. 613 - 622.
- DOWN, C. G. (1975b): Soil Development on Colliery Waste Tips in Relation to Age. II. Chemicals Factors. *The Journal of Applied Ecology*, 12, s. 623 – 635.
- DUCHAUFOR, P. (1997): *Abrégé de pedologie: Sol, végétation, environnement*. Masson, Paris, 291 s.
- ELGERSMA, A. M. (1998). Primary forest succession on poor sandy soils as related to site factors. *Biodiversity Conservation*, 7, s. 193 – 206.

- ELLENBERG, H. (1988): *Vegetation ecology of Central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, 721 s.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DIILL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULIBEN, D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mittel-europa, *Scripta Geobotanica*, 18, s. 1 - 248.
- FROUZ, J. (2006): Interakce rostlin, půdy a půdních živočichů a jejich vliv na sukcesii rostlinných a živočišných společenstev na disturbovaných územích. In Prach K., Pyšek P., Tichý L., Kovář P., Jongepierová I., Řehouňková K. [eds.]: *Botanika a Ekologie Obnovy*, Zprávy České Botanické Společnosti, Materiály 21, s. 65-71.
- FROUZ, J., KEPLIN, B., PIŽL, V., TAJOVSKÝ, K., STARÝ, J., LUKEŠOVÁ, A., NOVÁKOVÁ, A., BALÍK, V., HÁNĚL, L., MATERNA, J., DÜKER, CH., CHALUPSKÝ, J., RUSEK, J., HEINKELE, T. (2001): Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences. *Ecological Engineering*, 17, s. 275-284.
- GRUBB, P. J. (1987): Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. In Gray A. J., Crawley M.J., Edwards P.J. [eds.]: *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell, Oxford, s. 81 – 102.
- CHATERJEE, A., LAL, R., SHRESTHA, R. K., USSIRI, D. A. N. (2009): Soil Carbon Pools of Reclaimed Minesoils Under Grass and Forest Landuses. *Land degradation & Development*, 20, s. 300 – 307.
- CHUMAN, T. (2006): Příspěvek k poznání přirozené obnovy granodioritových lomů na Skutečsku. In Prach K., Pyšek P., Tichý L., Kovář P., Jongepierová I., Řehouňková K. [eds.]: *Botanika a Ekologie Obnovy*, Zprávy České Botanické Společnosti, Materiály 21, s. 111-115.
- CHLUPÁČ, I., BRZOBOHATÝ, R., KOVANDA, J., STRÁNÍK, Z. (2002): *Geologická minulost České republiky*. Academia, Praha, 346 s.
- JANSSON, L., NILSSON, C., RENOFALT, B. (2000): Fragmentation of riparian floras in rivers with multiple dams. *Ecology*, 81, s. 899 – 903.
- JENNY, H. (1941): *Factors of Soil Formation: A System of Quantitative Pedology*. McGraw-Hill, New York, 272 s.
- KARLÍK, P., VĚTVIČKA, I. (2006): *PP Kuchyňka: Plán péče. Přílohy plánu péče. Přírodovědný průzkum. Fotodokumentace*. Uloženo na OÚ Brázdim a v Ústředním seznamu AOPK <http://drusop.nature.cz/ost/chrobjekty/zchru/index.php?frame>

- KINCL, M., KRPEŠ, V. (1994): *Fyziologie rostlin*. Ostravská univerzita, Ostrava, 220 s.
- KOUTECKÁ, V., KOUTECKÝ, T. (2006): Sukcese na antropogenních stanovištích hornické krajiny Ostravsko-karvinského revíru. In Prach K., Pyšek P., Tichý L., Kovář P., Jongepierová I., Řehouňková K. [eds.]: *Botanika a Ekologie Obnovy*, Zprávy České Botanické Společnosti, Materiály 21, s. 117-124.
- KOVÁŘOVÁ, M. (2006): Role fenolických látek v koloběhu dusíku a jejich vliv na průběh obnovy vegetačního krytu. In Prach K., Pyšek P., Tichý L., Kovář P., Jongepierová I., Řehouňková K. [eds.]: *Botanika a Ekologie Obnovy*, Zprávy České Botanické Společnosti, Materiály 21, s. 159 - 163.
- LOŽEK, V. (2002a): Flóra – vegetace – substrát I. Základní pojmy a vztahy. *Živa*, 3/2002, s. 108-111.
- LOŽEK, V. (2002b): Flóra – vegetace – substrát II. Druhotné změny substrátů a rušivé vlivy. *Živa*, 4/2002, s. 157-160.
- MOLDAN, B. (2009): *Podmaněná planeta*. Karolinum, Praha, 419 s.
- MORAVEC, J. (1969): Succession of Plant Communities and Soil Development. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 4, s. 133-164.
- MORAVEC, J. (1994): *Fytocenologie*. Academia, Praha, 403 s.
- NĚMEČEK, J., SMOLÍKOVÁ, L., KUTÍLEK, M. (1990): *Pedologie a paleopedologie*. Academia, Praha, 546 s.
- NOVÁK, J. (2006): Variabilita sukcesních změn vegetace v čedičových lomech Českého středohoří. In Prach K., Pyšek P., Tichý L., Kovář P., Jongepierová I., Řehouňková K. [eds.]: *Botanika a Ekologie Obnovy*, Zprávy České Botanické Společnosti, Materiály 21, s. 105- 110.
- NOVÁK, J., KONVIČKA, M. (2006): Proximity of valuable habitats affects succession patterns in abandoned quarries. *Ecological Engineering*, 26, s. 113 - 122.
- NOVÁK, J., PRACH, K. (2003): Vegetation Succession in Basalt Quarries: Pattern on a Landscape Scale. *Applied Vegetation Science*, 6, s. 111-116.
- OLSSON, E. G. (1987): Effects of dispersal mechanisms on the initial pattern of old-field forest succession. *Acta Oecologica*, 8, s. 379-390.
- PECHAROVÁ, E., SVOBODA, I., VRBOVÁ, M. (2011): *Obnova jezerní krajiny pod Krušnými horami*. Lesnická práce, s.r.o., 112 s.

- PRACH, K. [ed.] (2010): Výsypky. In Řehounek J., Řehouňková K., Prach K. [eds.]: *Ekologická obnova území narušených těžbou nerostných surovin a průmyslovými deponiemi*. Calla, České Budějovice, s. 15 - 35.
- PRACH, K., PYŠEK, P. (1994): Spontaneous Establishment of Woody Plants in Central European Derelict Sites and their Potential for Reclamation. *Restoration Ecology*, 2, s. 190 -197.
- PRACH, K., PYŠEK, P. (2001): Spontaneous Vegetation Succession in Human-Disturbed Habitats: A Pattern across Seres. *Applied Vegetation Science*, 4, s. 83 - 88.
- PRACH, K., PYŠEK, P. (2007): Climate and pH as determinants of vegetation succession in Central European man-made habitats. *Journal of Vegetation Science*, 18, s. 701 - 710.
- ŘEHOUNKOVÁ, K. (2006): Spontaneous vegetation succession and the effect of abiotic factors in a disused gravel-sand pit. In Řehouňková, K.: *Variability of spontaneous vegetation succession in disused gravel-sand pits: importance of environmental factors and surrounding vegetation*. Disertační práce. Fakulta biologie JU, České Budějovice, s. 83 - 96.
- ŘEHOUNKOVÁ, K., PRACH, K. (2006a): Vegetation succession over broad geographical scales: which factors determine the patterns?. *Preslia*, 78, s. 469 – 480.
- ŘEHOUNKOVÁ, K., PRACH, K. (2006b): Spontaneous vegetation succession in disused gravel-sand pits: role of local site and landscape factors. *Journal of Vegetation Science*, 17, s. 583 – 590.
- ŘEHOUNKOVÁ, K., PRACH, K. (2006c): Life-history traits and habitat preferences of species in relation to their colonization success in disused gravel-sand pits. In Řehouňková, K.: *Variability of spontaneous vegetation succession in disused gravel-sand pits: importance of environmental factors and surrounding vegetation*. Disertační práce. Fakulta biologie JU, České Budějovice, s. 65 -82.
- ŘEHOUNKOVÁ, K., PRACH, K. (2008): Spontaneous vegetation succession in gravel-sand pits: A potential for restoration. *Restoration Ecology*, 16, s. 305 - 312.
- ŘEHOUNKOVÁ, K., ŘEHOUNEK, J. [eds.] (2010): Pískovny a štěrkopískovny. In Řehounek J., Řehouňková K., Prach K. [eds.]: *Ekologická obnova území narušených těžbou nerostných surovin a průmyslovými deponiemi*. Calla, České Budějovice, s. 63 - 87.

- SÁDLO, J., TICHÝ, L. (2002): *Sanace a rekultivace po lomové a důlní těžbě: Tržné rány v krajině a jak je léčit*. ZO ČSOP Pozemkový spolek Hády, Brno, 36 s.
- SHRESTHA, R. K., LAL, R. (2006): Ecosystem carbon budgeting and soil carbon sequestration in reclaimed mine soil. *Environment International*, 32, s. 781–796.
- SCHIMEL, J. P., CATES, R. G., RUESS, R. (1998): The role of balsam poplar secondary chemicals in controlling soil nutrient dynamics through succession in the Alaskan taiga. *Biochemistry*, 42, s. 221 – 234.
- SCHMIDT, W., BRUBACH, M. (1993): Plant Distribution Patterns during Early Succession on an Artificial Protosoil. *Journal of Vegetation Science*, 4, s. 247 - 254.
- SMIT, R., OLLF, H. (1998): Woody species colonisation in relation to habitat productivity. *Plant Ecology*, 139, s. 203 – 209.
- SMOLÍK, L. (1957): *Pedologie*. SNTL, Praha, 400 s.
- SMOLÍKOVÁ, L. (1982): *Pedologie I*. SPN, Praha, 129 s.
- SPEROW, M. (2006): Carbon sequestration potential in reclaimed mine sites in seven east-central states. *Journal of Environmental Quality*, 35, 1428 - 1438.
- STEJSKAL, J. (1946): *Geologie zemědělská a lesnická: Přednášky z „Geologie (s petrografií a mineralogií)“*. Část druhá. Spolek posluchačů zemědělského a lesního inženýrství, Praha, 90 s.
- STEJSKAL, J. (1971): *Hodnocení agronomických vlastností našich substrátů*. Academia, Praha, 32 s.
- ŠÁLY, R. (1978): *Pôda, základ lesnej produkcie*. Príroda, Bratislava, 235 s.
- TOMÁŠEK, M. (2003): *Půdy České republiky*. Česká geologická služba, Praha, 66 s.
- TROPEK, R., TICHÝ, L., PRACH, K., ŘEHOUNEK, J. [eds.] (2010): Kamenolomy. In Řehounek J., Řehounková K., Prach K. [eds.]: *Ekologická obnova území narušených těžbou nerostných surovin a průmyslovými deponiemi*. Calla, České Budějovice, s. 36 - 61.
- VONDRA, J. [ed.] (1971): *Dílčí závěrečná zpráva pro území listu mapy 1 : 50 000 M – 33 - 66 - A (Brandýs nad Labem)*. In Inventarizace ložisek stavebních surovin, Geofond, Praha.
- WAIDE, R. B., WILLIG, M. R., STEINER, C. F., MITTELBACH, G., GOUGH, L., DODSON, S. I., JUDAY, G. P., PARMENTER, R. (1999): The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, s. 257 – 300.

- WALKER, L. R., DEL MORAL, R. (2003): *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge, 442 s.
- WILLSON, M. F. (1993): Dispersal mode, seed shadows, and colonisation patterns. *Vegetatio*, 107/108, s. 261 -280.
- WITH, K. A., CRIST, T. O. (1995): Critical Thresholds in Species' Responses to Landscape Structure. *Ecology*, 76, s. 2446 – 2459.
- ZOBEL, M., VAN DER MAAREL, E., DUPRÉ, C. (1998): Species Pool: The Concept, Its Determination and Significance for Community Restoration. *Applied Vegetation Science*, 1, s. 55 – 66.

Internetové zdroje

- Brandýs nad Labem – Stará Boleslav (2011): *Brandýsko.cz: Chráněná území ve správním obvodu [on-line]*.
<http://www.brandysko.cz/mesto/chranena-uzemi-ve-spravnim-obvodu-s41.html>
- KUMPAN, T. (2008): *Geologie brandýska: PP Kuchyňka u Brázdimi [on-line]*.
<http://www.geobrandys.ic.cz/>
- MAŠEK, J. (1994): Popovice. Na *Geologické lokality [on-line]*. Česká geologická služba. <http://lokality.geology.cz/929>
- Mapový portál AOPK*. <http://mapmaker.nature.cz>
- Geoportál CENIA*. <http://geoportal.gov.cz>
- Mapový server ČGS*. <http://www.geology.cz/extranet/mapy/mapy-online/mapserver>
- Mapový server SOWAC GIS*. <http://ms.vumop.cz>
- Národní inventarizace kontaminovaných míst*. <http://kontaminace.cenia.cz>
- Texty k praktiku z předmětu: Pedologie a ochrana půdy*.
<http://www.vsmaterialy.cz/documents/2/Texty%20k%20praktiku%20z%20pedologie.rtf>
- ŠTELCL, J., VÁVRA, V. (2009): *Multimediální atlas hornin jako interaktivní pomůcka při výuce*. <http://atlas.horniny.sci.muni.cz/index.html>

PŘÍLOHY

Příloha 1 Lom Kuchyňka u Brázdimi na leteckém snímku z r. 1953



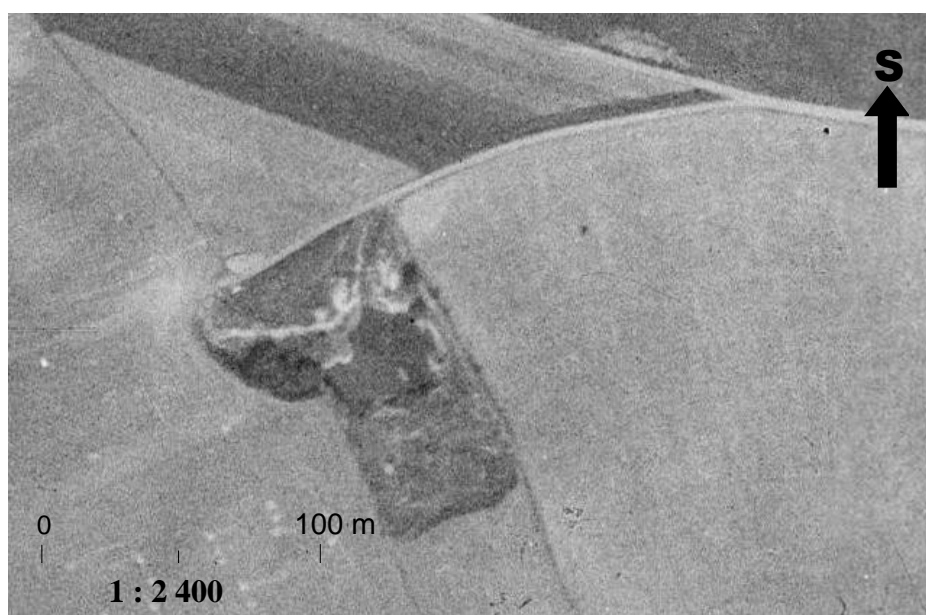
Zdroj: upraveno podle kontaminace.cenia.cz

Příloha 2 Lom Kuchyňka na leteckém snímku z r. 2010



Zdroj: upraveno podle kontaminace.cenia.cz

Příloha 3 Lom Popovice u Brandýsa nad Labem na leteckém snímku z r. 1953



Zdroj: upraveno podle kontaminace.cenia.cz

Příloha 4 Lom Popovice u Brandýsa nad Labem na leteckém snímku z r. 2010



Zdroj: upraveno podle kontaminace.cenia.cz

Příloha 5 Zachovaný půdní profil
na horním okraji lomu



Vlastní foto: foceno 24. 3. 2012

Příloha 6 Horní etáž s vegetací
mělkých půd



Vlastní foto: foceno 24. 3. 2012

Příloha 7 Otevřené prostranství horní etáže



Vlastní foto: foceno 24. 3. 2012

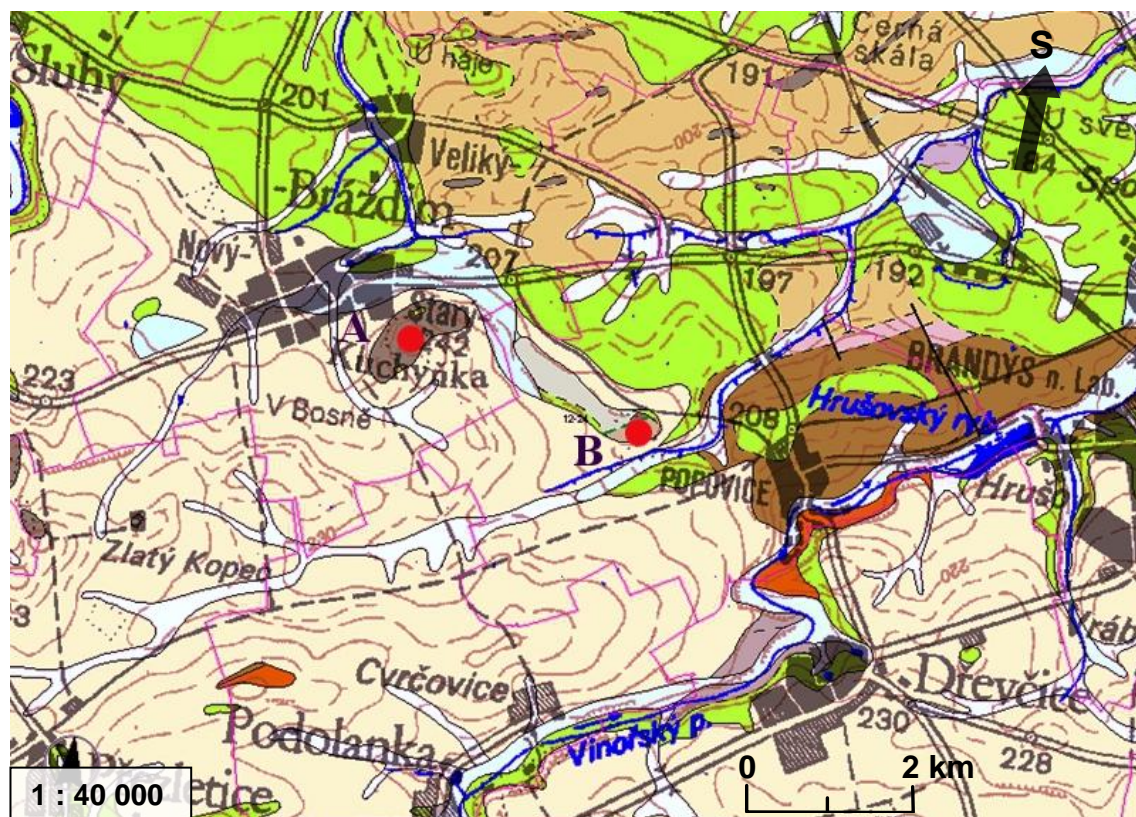
Příloha 8 Dno lomu Kuchyňka



Vlastní foto: foceno 24. 3. 2012

Příloha 9 Geologie studovaného území

A – lom Kuchyňka u Brázdimi; B – lom Popovice u Brandýsa nad Labem



KENOZOIKUM

KVARTÉR

- nivní sediment
- smíšený sediment
- hlína, písek, štěrk
- spraš a sprašová hlína
- písek, štěrk

KŘÍDA

- písčité slínovce až jílovce spongilitické, místy silicifikované (opuky)
- slepence vápnité, vápence biotritické
- pískovce křemenné, jílovité, glaukonitické

PALEOZOIKUM

ORDOVÍK

- černé břidlice, Fe rudy

PROTEROZOIKUM

NEOPROTEROZOIKUM

- prachovce, břidlice, droby
- droby, prachovce
- silicity
- droby, prachovce, břidlice

Zdroj: upraveno podle www.geology.cz

Příloha 10 Naměřené hodnoty

číslo vzorku	lokalita	typ stanoviště	pH	uhlík	typ vegetace	počet druhů
1	Brázdim	dno lomu	6,9	7,75%	keřová	6
2	Brázdim	dno lomu	6,6	11,64%	keřová	5
3	Brázdim	dno lomu	6,2	12,02%	keřová	5
4	Brázdim	dno lomu, u stěny	7,5	16,13%	keřová	5
5	Brázdim	dno lomu, u stěny	5,7	17,23%	keřová	2
6	Brázdim	dno lomu, u stěny	5,4	31,83%	keřová	4
7	Brázdim	horní etáž	7,2	12,15%	veg. mělkých půd	5
8	Brázdim	horní etáž	4,9	7,84%	veg. mělkých půd	8
9	Brázdim	horní etáž	5,6	4,77%	veg. mělkých půd	6
10	Brázdim	horní etáž, u stěny	7,7	7,04%	keřová	4
11	Brázdim	horní etáž, u stěny	7,5	8,07%	keřová	5
12	Brázdim	horní etáž, u stěny	7,2	7,07%	keřová	4
13	Brázdim	nad lomem	7,7	4,59%	stromový porost	2
14	Brázdim	nad lomem	6,4	6,54%	subxerothermní trávník	5
15	Brázdim	nad lomem	4,0	6,46%	stromový porost	6
16	Brázdim	jižní lom, pod stěnou	7,6	-	subxerothermní trávník	5
17	Brázdim	jižní lom, pod stěnou	7,9	-	subxerothermní trávník	6
18	Brázdim	jižní lom, pod stěnou	5,8	-	subxerothermní trávník	5
A1	Popovice	dno lomu, u stěny	6,6	8,79%	stromový porost	3
A2	Popovice	dno lomu, u stěny	4,3	7,64%	stromový porost	3
A3	Popovice	dno lomu, u stěny	4,8	4,76%	stromový porost	3
B1	Popovice	dno lomu	6,1	9,23%	stromový porost	3
B2	Popovice	dno lomu	4,8	27,09%	stromový porost	2
B3	Popovice	dno lomu	6,1	5,73%	stromový porost	2
C1	Popovice	horní etáž	5,6	5,17%	keřová	4
C2	Popovice	horní etáž	5,9	5,20%	keřová	5
C3	Popovice	horní etáž	4,9	7,05%	keřová	6
C4	Popovice	horní etáž	4,9	-	keřová	4

Příloha 11 Dominantní druhy

č. vzorku	dominantní druhy
1	hloh (<i>Crataegus sp.</i>), ptačí zob obecný (<i>Ligustrum vulgare</i>), růže šípková (<i>Rosa canina</i>), svízel povázka (<i>Galium mollugo</i>), třezalka tečkovaná (<i>Hypericum perforatum</i>), třtina křovištní (<i>Calamagrostis epigejos</i>)
2	třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), svízel povázka (<i>Galium mollugo</i>), vlaštovičník větší (<i>Chelidonium maius</i>), starček Fuchsův (<i>Senecio ovatus</i>)
3	slivoň švetka (<i>Prunus domestica</i>), ptačí zob obecný (<i>Ligustrum vulgare</i>), kopřiva dvoudomá (<i>Urtica dioica</i>), třezalka tečkovaná (<i>Hypericum perforatum</i>)
4	hloh (<i>Crataegus</i>), svída krvavá (<i>Cornus sanguinea</i>), vrba jíva (<i>Salix caprea</i>), kopřiva dvoudomá (<i>Urtica dioica</i>), svízel povázka (<i>Galium mollugo</i>)
5	hloh (<i>Crataegus sp.</i>), jabloň (<i>Malus</i>)
6	třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), růže šípková (<i>Rosa canina</i>), jahodník trávence (<i>Fragaria viridis</i>), papratka samičí (<i>Athyrium felix-femina</i>)
7	třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), ptačí zob obecný (<i>Ligustrum vulgare</i>), šeřík obecný (<i>Syringa vulgaris</i>), jitrocel kopinatý (<i>Plantago lanceolata</i>), kostřava žlábkatá (<i>Festuca rupicola</i>)
8	třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), pryšec chvojka (<i>Euphorbia cyparissias</i>), silenka níčí (<i>Silene nutans</i>), kostřava žlábkatá (<i>Festuca rupicola</i>), jestřábník chlupáček (<i>Hieracium pilosella</i>), vikev plotní (<i>Vicia sepium</i>), ploník (<i>Polytrichum</i>)
9	pryšec chvojka (<i>Euphorbia cyparissias</i>), jestřábník chlupáček (<i>Hieracium pilosella</i>), svízel povázka (<i>Galium mollugo</i>), kostřava žlábkatá (<i>Festuca rupicola</i>), ploník (<i>Polytrichum</i>), rozchodník ostrý (<i>Sedum acre</i>)
10	svída krvavá (<i>Cornus sanguinea</i>), růže šípková (<i>Rosa canina</i>), jahodník trávence (<i>Fragaria viridis</i>), jitrocel kopinatý (<i>Plantago lanceolata</i>)
11	třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), svída krvavá (<i>Cornus sanguinea</i>), růže šípková (<i>Rosa canina</i>), ostružník maliník (<i>Rubus idaeus</i>), jahodník trávence (<i>Fragaria viridis</i>)
12	třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), vrba jíva (<i>Salix caprea</i>), svída krvavá (<i>Cornus sanguinea</i>), jahodník trávence (<i>Fragaria viridis</i>)
13	dub červený (<i>Quercus rubra</i>), jasan ztepilý (<i>Fraxinus excelsior</i>)
14	dub letní (<i>Quercus robur</i>), řebříček obecný (<i>Achillea millefolium</i>), pryšec chvojka (<i>Euphorbia cyparissias</i>), třtina křovištní (<i>Calamagrostis epigejos</i>)
15	borovice lesní (<i>Pinus sylvestris</i>), hloh (<i>Crataegus sp.</i>), třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), bez černý (<i>Sambucus nigra</i>), hluchavka bílá (<i>Lamium album</i>), silenka široolistá bílá (<i>Sinele latifolia</i> subs. <i>alba</i>)
16	topol osika (<i>Populus tremula</i>), břiza bělokorá (<i>Betula pendula</i>), třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), svída krvavá (<i>Cornus sanguinea</i>)
17	javor mlč (<i>Acer platanoides</i>), hloh (<i>Crataegus sp.</i>), růže šípková (<i>Rosa canina</i>), ostružník křovitý (<i>Rubus fruticosus</i>), pryšec prutnatý (<i>Tithymalus virgata</i>)
18	třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), svída krvavá (<i>Cornus sanguinea</i>), ostružník křovitý (<i>Rubus fruticosus</i>)
A1	jasan ztepilý (<i>Fraxinus excelsior</i>), třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), bez černý (<i>Sambucus nigra</i>)
A2	třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), hloh (<i>Crataegus sp.</i>), svída krvavá (<i>Cornus sanguinea</i>)
A3	hloh (<i>Crataegus</i>), vrba bílá (<i>Salix alba</i>), bez černý (<i>Sambucus nigra</i>)
B1	třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), ostružník maliník (<i>Rubus idaeus</i>), loubinec pětistý (<i>Parthenocissus quinquefolia</i>)
B2	sadec konopáč (<i>Eupatorium cannabinum</i>), loubinec pětistý (<i>Parthenocissus quinquefolia</i>)
B3	loubinec pětistý (<i>Parthenocissus quinquefolia</i>), karbinec evropský (<i>Lycopus europaeus</i>)
C1	jeřáb ptačí (<i>Sorbus aucuparia</i>), růže šípková (<i>Rosa canina</i>), ostružník maliník (<i>Rubus idaeus</i>)
C2	habr obecný (<i>Carpinus betulus</i>), bez černý (<i>Sambucus nigra</i>)
C3	třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>), svída krvavá (<i>Cornus sanguinea</i>), svízel povázka (<i>Galium mollugo</i>), hluchavka bílá (<i>Lamium album</i>)
C4	habr obecný (<i>Carpinus betulus</i>), hloh (<i>Crataegus sp.</i>), svída krvavá (<i>Cornus sanguinea</i>)